adansonia

1997 • 19 (2)

Éditions scientifiques du Muséum, Paris

adansonia sér. 3 fait suite, avec la même tomaison,
au Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle,
4e série, section B, Adansonia, botanique, phytochimie.

Abonnements pour l'année 1997 (prix HT)
Annual subscription rates 1997 (exclude VAT)

Abonnement général / *General subscription* : 1 800 FF
zoosystema : 800 FF
adansonia : 500 FF
geodiversitas : 800 FF

adansonia peut être obtenu par voie d'échange.
Pour toutes informations s'adresser à :
adansonia *may be obtained on an exchange basis.*
For further information please write to :

Service des périodiques et des échanges de la
Bibliothèque centrale du Muséum national
d'Histoire naturelle
38 rue Geoffroy Saint-Hilaire
75005 Paris
Tél. : (33) 01 40 79 36 41
Fax : (33) 01 40 79 36 56

adansonia

Éditions scientifiques du Muséum, Paris

Contribution à l'étude des Orchidaceae de Madagascar et des Mascareignes. XXVII

Jean BOSSER
ORSTOM, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

MOTS CLÉS
Orchidaceae,
Beclardia,
Satyrium rosellatum,
Cynorkis,
Madagascar,
Mascareignes.

RÉSUMÉ
Révision du genre *Beclardia* A. Rich. (Orchidaceae) endémique de Madagascar et des Mascareignes. *Beclardia grandiflora*, une nouvelle espèce de Madagascar est décrite. L'identité de *Satyrium rosellatum* Thouars est clarifiée ; une nouvelle combinaison, *Cynorkis rosellata* (Thouars) Bosser est établie et plusieurs synonymies nouvelles sont reconnues.

KEY WORDS
Orchidaceae,
Beclardia,
Satyrium rosellatum,
Cynorkis,
Madagascar,
Mascarenes islands.

ABSTRACT
Revision of the genus *Beclardia* A. Rich. (Orchidaceae) endemic from Madagascar and the Mascarenes islands. *Beclardia grandiflora*, a new species from Madagascar, is described. The identity of *Satyrium rosellatum* Thouars is clarified, and a new combinaison, *Cynorkis rosellata* (Thouars) Bosser is made, with several new synonyms recognized.

A. LE GENRE *BECLARDIA* A. RICH. À MADAGASCAR ET AUX MASCAREIGNES

A. RICHARD a établi son genre *Beclardia* (en 1828) dans une note intitulée : Monographie des Orchidées des îles de France et de Bourbon. Il inclut dans ce genre *Beclardia elata*, basé sur *Angraecum elatum* Thouars (1822), ignorant que LINDLEY, en 1824 (Bot. Reg. 10, sub t. 817) avait pris cette espèce comme type de son genre *Cryptopus*. Pour cette raison, C. JACKSON in Ind. Kew. (1893) mit *Beclardia* en synonymie de *Cryptopus*. Cependant, comme A. RICHARD ne désigne pas l'espèce type de son genre et que sa diagnose correspond bien à la 2e espèce qu'il traite : *Beclardia macrostachya*, et non à *B. elata*, le genre peut être considéré comme valide avec cette espèce pour type. Elle est basée sur *Epidendrum macrostachyum* Thouars (1822) de La Réunion, et l'holotype existe à P. THOUARS décrit aussi une 2e espèce, *Epidendrum brachystachyum*, de l'île de France, qu'il distingue seulement de la précédente par son inflorescence plus courte. A. RICHARD, tout en émettant des doutes sur la validité de l'espèce, crée cependant le binome *Beclardia brachystachya* (Thouars) A. Rich. Jusqu'à nos jours, les différents auteurs ont retenu ce nom, sans que l'espèce ait jamais été bien

définie. Nous n'avons pas trouvé à P d'échantillon de Thouars pouvant servir de type. La planche (t. 84), dans son ouvrage, ne représente, à notre avis, qu'un pied jeune de *B. macrostachya*. *Beclardia brachystachya* n'est donc qu'un synonyme de ce nom. CORDEMOY (1895), dit que les fleurs sont roses alors que THOUARS les a décrites blanches. On ne peut savoir quelle espèce CORDEMOY avait en tête. Dans son herbier (MARS), le seul échantillon déterminé par lui, *B. brachystachya*, est en fait un *Angraecum striatum* Thouars qui lui aussi a des fleurs blanches. C. FRAPPIER DE MONBENOIST (1880), propose le nom de *Beclardia erostris* sans donner de description. À sa suite, CORDEMOY, plaçant *Beclardia* en synonymie de *Oeonia*, comme l'avait fait LINDLEY (1833), décrit *Oeonia erostris* Cordem., faisant référence au nom de FRAPPIER. La particularité de cette plante est d'avoir, comme le dit CORDEMOY « le rostelle avorté ». Il s'agit là d'une plante à fleurs anormales dont la partie antérieure du rostelle se gélifie, ce qui permet aux pollinies de tomber directement sur le stigmate, favorisant l'autofécondation. Par ailleurs la description que donne CORDEMOY du labelle et de l'éperon en particulier correspond bien à *Beclardia macrostachya*. Dans son herbier, in MARS, nous avons choisi comme lectotype un échantillon déterminé par lui *Oeonia erostris* qu'il cite à la fin de sa description : « Coteau Maigre de la Rivière des Marsouins », qui est un échantillon en fruits de *B. macrostachya*. Aucun des échantillons de l'herbier CORDEMOY, déterminés *B. erostris*, n'a de fleurs. À Madagascar, nous avons observé ce phénomène de gélification de la partie antérieure du rostelle dans d'autres genres : *Aerangis*, *Angrae-cum*. Ce n'est pas là un caractère permettant une distinction au plan spécifique.

En définitive, le genre *Beclardia* comprend deux espèces, une des Mascareignes et de Madagascar et une nouvelle, endémique de Madagascar.

BERCLARDIA A. Rich.

Mém. Soc. Hist. Nat. Paris 4 : 69 (1828) ; Schltr., Feddes Repert., Beih. 33 : 380 (1925) ; H. Perrier in Humbert, Fl. Madag., 49ᵉ fam., Orchidées, 2 : 79, pl. 50, 14-21 (1941) ; Brieger, Maatsch & Senghas in Schltr., Die Orchideen, 3. Aufl., 1 : 1075 (1986).

Épiphytes à tige généralement peu développée. Feuilles distiques, ligulées, souples. Inflorescences en racèmes lâches, plus longues que les feuilles, pauci- à pluriflores ; bractéoles courtes. Fleurs blanches, campanulées. Sépales oblongs. Pétales élargis et spatulés au sommet, onguiculés à la base. Labelle tri- à quadrilobé, le lobe terminal plus ou moins échancré au sommet ou lui-même bilobé, les 2 lobes latéraux dressés, entourant la colonne, le palais, vert jaunâtre, portant des poils papilleux. Éperon large et infundibuliforme à la base, brusquement rétréci en une courte pointe cylindrique obtuse. Colonne courte ; auricules nulles ; partie antérieure du rostelle développée en une lame bifide ; bord postérieur du clinandre formant une pointe deltoïde, charnue. Anthère cuculliforme, portant sur le dessus une carène charnue peu élevée et prolongée à l'avant par un rostre triangulaire-aigu. Pollinies 2, fixées sur un stipe lancéolé-aigu, portant à son sommet une viscidie petite, arrondie.

TYPE. — *Beclardia macrostachya* (Thouars) A. Rich. (*Epidendrum macrostachyum* Thouars).

Bien que l'aspect général de la fleur fasse plutôt penser à une plante de la sous-tribu des *Angraecinae* de la tribu des *Vandeae*, le développement en lame bifide du rostelle conduit à placer ce genre dans la sous-tribu des *Aerangidinae*, sans qu'il y ait vraiment d'affinités évidentes avec les genres de ce groupe. *Beclardia* est endémique des Mascareignes et de Madagascar. Ce genre compte 2 espèces.

1. Beclardia macrostachya (Thouars) A. Rich.

Mém. Soc. Hist. Nat. Paris 4 : 70 (1828) ; Frappier, Cat. Orch. Réunion : 12 (1880) ; Schltr., Feddes Repert., Beih. 33 : 380 (1925) ; Vaughan, Maur. Inst. Bull. 1 : 88 (1937) ; H. Perrier in Humbert, Fl. Madag., 49ᵉ fam., Orchidées, 2 : 79, pl. 50, 14-21 (1941) ; Brieger, Maatsch & Senghas in Schltr., die Orchideen, 3. Aufl., 1 : 1075 (1986). — *Epidendrum macrostachyum* Thouars, Orch. Iles Aust. Afr., clé, t. 83 (1822). — *Aerides macrostachyum* (Thouars) Spreng., Syst. Veg. 3 : 719 (1826) ; Bojer, Hort. Maur. : 313 (1837). — *Oeonia macrostachya* (Thouars) Lindl., Gen. et Sp. Orch. : 245 (1833) ; Cordem., Fl. Réunion : 217 (1895). — *Aeranthus*

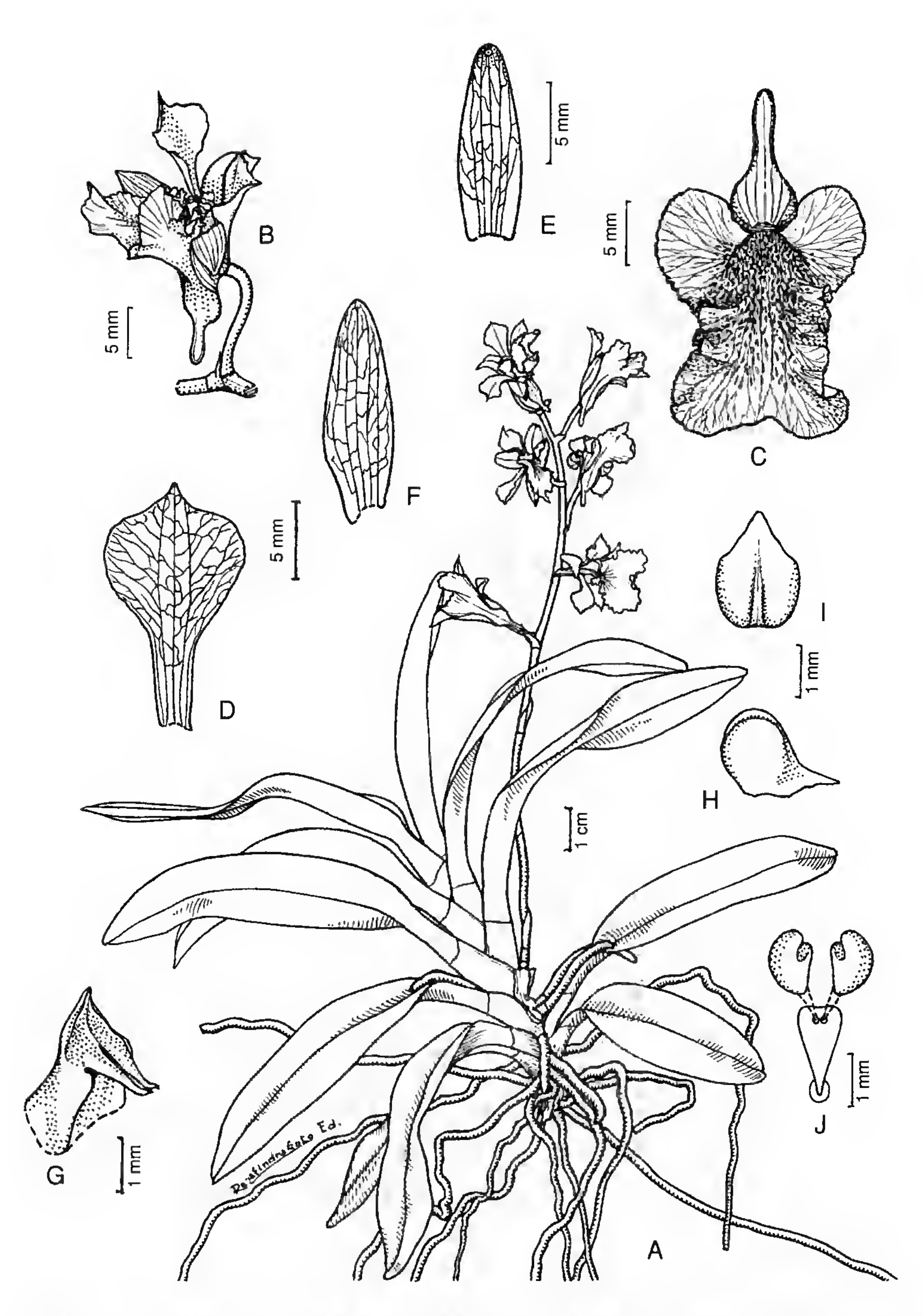


Fig. 1. — ***Beclardia macrostachya*** : **A**, plante en fleurs ; **B**, fleur, profil ; **C**, labelle, lobes latéraux étalés ; **D**, pétale ; **E**, sépale médian ; **F**, sépale latéral ; **G**, colonne, vue de trois quarts ; **H**, anthère, profil ; **I**, anthère, vue du dessus ; **J**, pollinaire. (A-J, *Bosser 15454*, P).

macrostachyus (Thouars) Rchb. f. in Walp., Ann. 6 : 900 (1861) ; Moore in Baker, Fl. Maur. et Seych. : 352 (1877). — *Rhaphidorhynchus macrostachyus* (Thouars) Finet, Bull. Soc. Bot. France 54, Mém. 9 : 43 (1907). — Type : *Thouars s.n.*, La Réunion, dans la Rivière du Mât, juillet (holo-, P!).

Epidendrum brachystachyum Thouars, Orch. Iles Austr. Afr., clé, t. 84 (1822). — *Beclardia brachystachya* (Thouars) A. Rich., Mém. Soc. Hist. Nat. Paris 4 : 70 (1828) ; Frappier, Cat. Orch. Réunion : 12 (1880) ; Schltr., Feddes Repert., Beih. 33 : 380 (1925) ; Brieger, Maatsch & Senghas, in Schltr., die Orchideen, 3 Aufl., 1 : 1075 (1986). — *Oeonia brachystachya* (Thouars) Lindl., Gen. et Sp. Orch. : 245 (1833) ; Cordem., Fl. Réunion : 217 (1895). — *Aeranthus brachystachyus* (Thouars) Bojer, Hort. Maur. : 314 (1837) ; Moore in Baker, Fl. Maur. et Seych. : 352 (1877). — *Rhaphidorhynchus macrostachyus* var. *brachystachyus* (Thouars) Finet, Bull. Soc. Bot. France 54, Mém. 9 : 43 (1907). — Lectotype : Thouars, Orch. Iles Aust. Afr., t. 84, choisi ici ; *syn. nov.*

Beclardia erostris Frappier, Cat. Orch. Réunion : 12 (1880), *nom. nud.* — *Oeonia erostris* Cordem., Fl. Réunion : 217 (1895). — Type : *Cordemoy s.n.*, La Réunion, Côteau Maigre de la Rivière des Marsouins (lecto-, MARS, choisi ici) ; *syn. nov.*

Oeonia erostris Cordem. var. *egena* Cordem., Fl. Réunion : 219 (1895). — Type de La Réunion, non trouvé à MARS ; *syn. nov.*

Oeonia erostris Cordem. var. *robusta* Cordem., Fl. Réunion : 219 (1895). — Type de La Réunion, non trouvé à MARS ; *syn. nov.*

Tiges simples, rarement ramifiées, longues le plus souvent de 10-15 cm, ayant à la base de nombreuses racines adventives. Feuilles 6-12, flabellées, à gaines courtes, imbriquées ; limbe souple, loriforme, comprimé latéralement à la base, bilobulé-arrondi au sommet, 8-14 × 1,2-2 cm. Inflorescences longues de 12-35 cm, dépassant les feuilles ; pédoncules longs de 5-15 cm, ayant à la base 3-4 gaines courtes, imbriquées, et portant 3-4 gaines caulinaires espacées, à base embrassante, longues de 0,7-1 cm ; bractéoles triangulaires, amplexicaules, longues de 3-5 mm.

Fleurs 4-12, blanches ; éperon à sommet vert ; palais du labelle vert jaunâtre. Sépales oblongs, obtus, 7-17 × 4,5-7 mm, 5-nervés. Pétales spatulés, onguiculés, largement arrondis à subtronqués et un peu apiculés au sommet, 12-20 × 6-13 mm, 5-nervés. Labelle tri- à quadrilobé, 1,2-2 × 1-1,8 cm ; lobes latéraux arrondis, redressés et couvrant la colonne ; lobe terminal sub-entier à bilobé au sommet ; marges ondulées-crispées ; palais portant des poils hyalins assez longs ; éperon long de 7-12 mm, à base infundibuliforme, sommet brusquement rétréci en une pointe cylindrique, obtuse, longue de 2-4 mm. Anthère de 2 × 1,2 mm. Colonne haute de 1,2-2 mm, munie à l'arrière d'une pointe conique ; rostelle en lame bifide, longue de 1,5 mm. Pollinies ovoïdes, longues de 0,6-0,7 mm ; stipe du pollinaire en lame lancéolée, longue de 1,5 mm. Ovaire pédicellé glabre, long, avec le pédicelle, de 1-1,5 cm. Fruit cylindrique, 6-côtelé, long de 2,5-4 cm. — Fig. 1.

Espèce de la forêt sempervirente humide, entre 600 et 2000 m d'altitude. Elle existe à La Réunion, à Maurice et à Madagascar. À Maurice, en 1937, VAUGHAN la disait déjà peu commune. À Madagascar, bien que son aire de répartition soit vaste, de la Montagne d'Ambre au Nord, au Mont Itrafanaomby, haute vallée du Mandrare, au Sud, sa présence n'est que sporadique et les récoltes sont peu nombreuses (Fig. 2). Par contre, à La Réunion, la plante est encore commune, et, alors qu'à Maurice et à Madagascar elle semble peu variable, elle est à La Réunion plus polymorphe. Des pieds jeunes, à tige ne dépassant pas 3-4 cm, et à 3-4 feuilles, peuvent donner une inflorescence pauciflore (2-3 fleurs) dont les fleurs sont plus petites. La forme du labelle peut aussi changer, le lobe terminal est parfois entier, tronqué au sommet, mais il peut être largement échancré ou bilobé, avec un sinus plus profond. Le gynostème est aussi parfois modifié, avec une fonte du rostelle qui est remplacé par une masse gélifiée sur laquelle germe les pollinies. Ceci s'observe sur certains pieds quelle que soit leur taille. CORDEMOY, suivant FRAPPIER, faisait de ces plantes anormales une espèce : *Oeonia erostris*. Certaines fleurs semblent même être cleistogames, avec un labelle à lobe apical très réduit, rabattu sur la colonne (*Friedmann 1555*, P).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Baron 62*, chiefly in Betsileo land, rec'd. july 1880 (K) ; *s.n.*, environs de Mahanoro, reçu à P en 1897 (K, P) ; *s.n.*, forêt d'Analamazaotra, reçu à P en 1897 (K, P) ; *Bosser 15454*, Tampoketsa d'Ankazobe, fl. en alcool

(P) ; *17053*, Tampoketsa d'Ankazobe (P) ; *20373*, Montagne d'Ambre, juin 1970 (P) ; *20373 bis*, Montagne d'Ambre, bord du Grand Lac, juin 1970 (P) ; *Cremers 374*, Périnet, route de Lakato, mars 1974 (P) ; *Forsyth Major s.n.*, Ambohimitombo forest (Tanala), 1350-1440 m, rec'd . 1896 (K) ; *Humbert 13469*, Mont Itrafanaomby (Ankazondrano) Haut Mandrare, 1600-1900 m, déc. 1933 (P) ; *28524*, Andrambovato, E de Fianarantsoa, 1000-1100 m, juin 1955 (K, MO, P) ; *Le Myre de Vilers s.n.*, forêt d'Andrangoloaka, Emyrne, 1884 (P) ; *Malcomber et al. 1402*, East of Ankaramy, Réserve Spéciale du Manongarivo, Antsatrotro, ridge North of summit, 1740-1850 m, 7 avr. 1992 (K, MO) ; *Morat 1231*, Montagne d'Ambre, déc. 1965 (P) ; *4942*, Cap Masoala, 1000 m, mai 1975 (P) ; *Perrier de la Bâthie 1868*, Massif du Manongarivo, vers 2000 m, mai 1909 (P) ; *14902*, La Mandraka, E de Tananarive, mai 1922 (P) ; *16073*, Mt. Tsaratanana, 2000 m, avr. 1934 (P) ; *Rés. Nat. 5572*, *Rakoto Jobe*, Imaitso, Sendrisoa, Ambalavao, 21 mai 1953 (P). — LA RÉUNION : *Balfour s.n.*, s.loc., oct. 1875 (K) ; *Boivin s.n.*, Plaine des Palmistes, 1847-1852 (P) ; *1047*, les Hauts du Boucan Launay, 1847-1852 (P) ; *Bosser 9479*, au-dessus de St. Philippe, 600 m, avr. 1956 (P) ; *15550*, Plaine des Palmistes, mars 1961 (P) ; *20036*, Brûlé de Mare Longue, 13 mars 1970 (P) ; *20071*, forêt de Bébour, avr. 1970 (P) ; *20462*, montée de la Plaine d'Affouches, 1000-1100 m, 3 fév. 1971 (P) ; *20527*, Hauts du Tremblet, 1000 m, 20 jan. 1971 (P) ; *20707*, forêt de Bébour, fév. 1971 (P) ; *21744*, sentier du Morne de Fourche, cirque de Salazie, 28 mars 1974 (P) ; *21795*, Mare Longue, St. Philippe, 2 avr. 1974 (P) ; *21812*, Basse Vallée, 3 avr. 1974 (P) ; *22107*, Tacamaca, 8 juin 1976 (P) ; *22156*, Cirque de Mafate, sentier d'Aurère, 14 mai 1976 (P) ; *22247*, Tacamaca, 29 juin 1976 (P) ; *22586*, Hauts de Ste. Rose, 900-1000 m, 9 avr. 1982 (P) ; *Cadet 3209*, cirque de Tacamaca, 800 m (REU) ; *3594*, Mare Longue, St. Philippe (REU) ; *3632*, Hauts du Tremblet, 600 m (REU) ; *5042*, Petite Plaine des Palmistes, 21 fév. 1975 (P, REU) ; *Cordemoy s.n.*, Grand Fond, St. Benoît, mai 1869 (MARS) ; *s.n.*, s.loc., juil. 1869 (MARS) ; *s.n.*, Ilet de Patience, fév. 1896 (MARS) ; *de l'Isle G. 77*, s.loc., 1875 (P) ; *Friedmann 1216*, Tacamaca, 900 m, 19 mai 1971 (P) ; *1555*, Tacamaca, 800 m, fév. 1972 (P) ; *Gaudichaud s.n.*, s.loc., juil. 1835 (P) ; *Guého* in *MAU 14765*, forêt de Bébour, 21 avr. 1971 (MAU) ; *Richard L.C. & A. 644*, s.loc. (P) ; *819*, *1837*, s.loc. (P) ; *Thouars s.n.*, dans la Rivière du Mât, type (P). — MAURICE : *s.coll.*, 1537 Herb. Pampl., env. de Grand Bassin (MAU) , *s.coll.*, 1538 Herb. Pampl., s.loc. (MAU) ; *Bory s.n.*, s.loc. (P) ; *d'Unienville Marc* in *MAU 11840*, Bois Sec, près de Grand Bassin, 28 avr. 1965 (MAU) ; *Vaughan s.n.*, Grand Bassin (MAU) ; *831*, Chemin cheval leading to Grand Bassin, 15 mars 1933 (MAU) ; in *MAU 11589*, Plaine Paul, cultivé par P.O. WICHE, 4 mars 1965 (MAU); *Vaughan* & *Guého* in MAU *10675*, Plaine Paul, sentier du Mt. Cocotte, 21 mars 1963 (MAU) ; *Wayne Page* in *MAU 22562*, Les Mares, Pigeon Wood, down from Plaine Paul, 21 avr. 1995 (MAU).

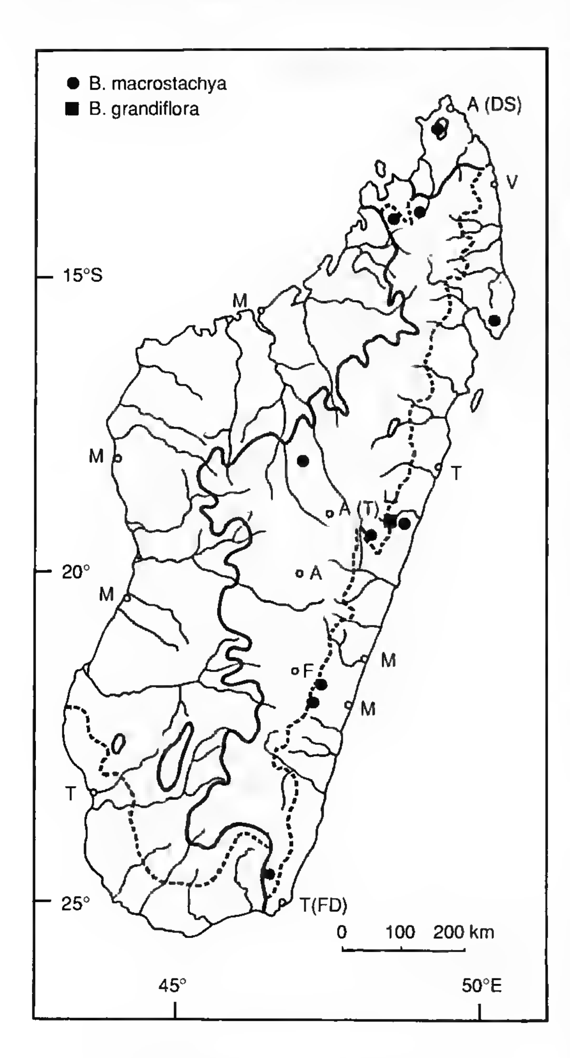


Fig. 2. — Répartition des ***Beclardia*** à Madagascar.

2. Beclardia grandiflora Bosser, sp. nov.

A B. macrostachya *robustiore habitu, 0,8-1 cm diametro caule, ad 27-30 cm longis et 3-4 cm latis foliis ; 40 cm longis inflorescentiis ; majoribus floribus, oblongis, 1,8-2,4 cm longis sepalis, late spathulatis sub-acuminatis, 2,2-2,7 × 1,4-1,7 cm petalis, cum extremis lobis majoribus quam lateralibus 2,5-3,2 × 2-3 cm labello, praecipue differt.*

TYPE. — *Bosser 17957*, Madagascar, forêt ombrophile de moyenne altitude, 900 m, Périnet, 1960 (holo-, P).

Épiphyte, glabre. Tige longue de 27-30 cm et de 0,8-1 cm de diamètre, portant à la base de nombreuses racines adventives épaisses (0,8 cm de diamètre). Feuilles ± 10, flabellées ; gaines longues de 1,5-2 cm, carénées, étroitement imbriquées ; limbe loriforme, souple, un peu comprimé latéralement à la base ; sommet obtus, ± dissymétrique, 27-30 × 3-4 cm. Inflorescence perçant la gaine foliaire, atteignant 40 cm de longueur ; pédoncule long de 25 cm et de 4 mm de diamètre, ayant à sa base 2 gaines, l'une courte, longue de 6-7 mm, l'autre tubuleuse, longue de 3 cm ; gaines caulinaires 3-4, triangulaires, engainantes à la base, longues de ± 1 cm, espacées ; bractéoles cupuliformes, engainantes, longues de 3-6 mm. Fleurs 10-15, blanches. Sépales oblongs, obtus, 1,8-2,4 × 0,7-0,9 cm, 5-nervés, les latéraux un peu dissymétriques à la base, dirigés vers l'avant. Pétales spatuliformes, onguiculés, à sommet arrondi, ± sub-acuminé, 2,2-2,7 × 1,4-1,7 cm, 5-nervés, les nervures latérales ramifiées vers les marges. Labelle quadrilobé, 2,5-3,2 × 2-3 cm ; lobes latéraux dressés, arrondis, larges de 1,2-1,3 cm ; lobes terminaux étalés, arrondis, 0,8-1 × 1,2 cm ; marges non ondulées-crispées ; gorge portant des poils hyalins. Éperon long de 1,5 cm, partie basale large de ± 1 cm, pointe terminale, obtuse, longue de ± 4 mm. Anthère, avec le rostre, longue de 3 mm et de 2,5 mm de diamètre ; pollinies ovoïdes, longues de 1,5 mm ; stipe du pollinaire lancéolé, 3 × 1,5 mm. Colonne haute de ± 2,5 mm ; bord postérieur du clinandre développé en pointe haute de 1-1,2 mm ; lobes du rostelle étroitement triangulaires-aigus, longs de 3 mm. Ovaire pédicellé un peu courbé, long de ± 1,5 cm. Fruit non connu. — Fig. 3.

Espèce de la forêt humide de moyenne altitude, 900-1000 m. Rare, elle n'a été récoltée que 2 fois à Périnet. *Beclardia grandiflora* se situe nettement en dehors de la gamme des variations de *B. macrostachya*. C'est une espèce beaucoup plus robuste, à feuilles plus longues et plus larges, à fleurs plus grandes, dont le labelle est nettement quadrilobé, à lobes terminaux plus grands que les latéraux et à marges faiblement ondulées, non crispées.

PARATYPE. — *Bosser 15451*, Madagascar, Périnet, fleurs en alcool (P).

B. IDENTITÉ DE *SATYRIUM ROSELLATUM* THOUARS

DU PETIT-THOUARS (1822) établit cette espèce d'après un échantillon récolté à La Réunion. Cet échantillon n'a pas été retrouvé à P. La plante est décrite comme atteignant 30-40 cm de hauteur, et possédant 4 feuilles radicales ovales-aiguës, de 5 × 0,6 cm et des fleurs pourpres, tachetées. Elle est représentée sur la planche 8 de l'ouvrage, planche qui donne une très bonne représentation du port, et un dessin de la fleur montrant la forme du labelle trilobé.

Par la suite, différents auteurs ont traité de cette espèce, vraisemblablement sans avoir vu de matériel. SPRENGEL (1826) l'appelle *Habenaria mascarenensis*, basant sa description sur *Satyrium rosellatum* et formant ainsi un nom illégitime. A. RICHARD (1828) la place dans le genre *Gymnadenia*. BOJER (1837) le suit et signale l'espèce à Maurice dans quelques stations. Vraisemblablement, il y a là confusion avec une autre espèce. BAKER (1877) reprend le nom illégitime de SPRENGEL, et, suivant BOJER, cite les mêmes stations à Maurice tout en disant qu'il n'a pas vu d'échantillon. CORDEMOY (1895), dans sa Flore de La Réunion, reprend le nom de DU PETIT-THOUARS, *Satyrium rosellatum*, disant que, n'ayant pas vu de matériel, il ne sait à quel genre attribuer cette espèce. Son herbier contenait cependant un spécimen récolté en 1893, resté indéterminé jusqu'à nos jours. En 1898, après la parution de sa Flore, CORDEMOY récolta l'espèce « dans son jardin » et la détermina correctement, proposant même pour elle (*in sched.*) le nom de *Habenaria rosellata*. Enfin ce fut SCHELCHTER qui établit ce binome en 1915, sans faire aucun commentaire.

Entre temps, RIDLEY (1885) avait décrit son *Habenaria imerinensis* sur du matériel récolté par HILDEBRANDT à Madagascar et KRAENZLIN (1900) plaça cette espèce dans le genre *Cynorkis*.



Fig. 3. — ***Beclardia grandiflora*** : **A**, plante fleurie ; **B**, fleur, profil ; **C**, labelle, lobes latéraux étalés ; **D**, pétale ; **E**, sépale médian ; **F**, sépale latéral ; **G**, colonne, vue de trois-quarts ; **H**, anthère, profil ; **I**, pollinaire. (A-I, *Bosser 17957*, P).

La plante a été retrouvée plusieurs fois récemment à La Réunion, et un matériel assez abondant existe de Madagascar. L'examen des échantillons montre qu'il s'agit d'une seule et même espèce et qu'il faut, comme l'avait fait KRAENZLIN, suivi par PERRIER DE LA BÂTHIE dans la Flore de Madagascar, la placer dans le genre *Cynorkis*.

Le nouveau nom et la synonymie s'établissent comme suit :

Cynorkis rosellata (Thouars) Bosser, **comb. nov.**

Satyrium rosellatum Thouars, Orchid. Iles Aust. Afr., clé, t. 8 (1822) ; Cordem., Fl. Réunion : 255 (1895). — *Gymnadenia rosellata* (Thouars) A. Rich., Mém. Soc. Hist. Nat. Paris : 4 : 27 (1828) ; Bojer, Hort. Maur. : 310 (1837). — *Habenaria rosellata* (Thouars) Schltr., Beih. Bot. Centralbl. 33 : 406 (1915). — Type : Thouars, Orchid. Iles Aust. Afr., t. 8 (1822) (lecto-, choisi ici).

Habenaria imerinensis Ridl., Journ. Linn. Soc. Bot. 21 : 505 (1885). — *Cynorkis imerinensis* (Ridl.) Kraenzl., Orch. Gen. et Sp. 1 : 490 (1900). — Type : *Hildebrandt 3731*, Madagascar, E. Imerina, Andrangoloaka, nov. 1880 (holo-, BM ; iso-, P!) ; *syn. nov.*

Habenaria mascarenensis Spreng., Syst. Veg. 3 : 690 (1826) ; Moore in Baker J.G., Fl. Maur. and Seych. : 334 (1877), *nom. illeg.* basé sur *Satyrium rosellatum*.

L'espèce n'a été récoltée qu'à La Réunion et à Madagascar.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — LA RÉUNION : *Bosser 21473*, Tacamaca, 2 nov. 1972 (K, MAU, P, REU) ; *21482*, route de Tacamaca, talus humide, 5 nov. 1972 (P) ; *Cadet 2891*, Plaine des Chicots, 5 nov. 1970 (REU) ; *4533*, berges de la Rivière des Marsouins, Bébour, 1300 m, 27 nov. 1973 (P, REU) ; *Cordemoy s.n.*, Brulé de Saint de Denis, cueilli par NEVEU, 1893 (MARS) ; *s.n.*, « pousse dans mon jardin », 1898 (MARS) ; *Herb. Desvaux*, s.coll., s.loc., donné par Mme LAVALLÉE en 1896 (P) ; *Friedmann 2997*, Les Mares, Rivière de L'Est, 1700 m, nov. 1976 (P). — MADAGASCAR : *Campenon s.n.*, s.loc. (P) ; *Du Puy B. et al.*, MB 284, Analamazaotra, 1 sep. 1989 (K, P) ; *Hildebrandt 3731*, Ost Imerina, Andrangoloaka, nov. 1880 (BM, P) ; *Homolle 77*, Montagne d'Ambre, oct. 1944 (P) ; *Humbert 2267*, forêt d'Analamazaotra, près de Beforona, 900-1000 m, 16-18 août 1924 (P) ; *6098*, massif de l'Andohahelo (SE), vallée de Ranohela, 1400 m, 18-26 oct. 1928 (P) ; *Kotozafy A.323*, parc national de Ranomafana, parcelle 1, à l'est de Vohiparara, au nord de la route nationale, 8-18 oct. 1993 (MO, P) ; *Perrier de la Bâthie 1901*, Mt. Bemativo, vers 1000 m, sep. 1907 (P) ; *1948*, Ankaizina, vers 1200 m, août 1908 (P) ; *16545*, Isalo, vers 1000 m, oct. 1924 (P) ; *17739*, forêt d'Ambre, 1200 m, août 1926 (P) ; *18026*, forêt orientale entre Nosibe et le Mangoro, 500 m, oct. 1927 (P) ; *Rakoto Raphael 270*, Parc National de Ranomafana, parcelle 1, au nord de Ranomafana, autour de Ranomena, 20 oct. 1992 (MO, P).

RÉFÉRENCES

AUBERT DU PETIT-THOUARS A. 1822. — *Histoire particulière des plantes orchidées recueillies sur les trois îles australes d'Afrique*. Paris.

BOJER W. 1837. — Orchidées : 309-323. Hortus mauritianus. A. Mamarot & Co., Mauritius.

BRIEGER F.G., MAATSCH R. & SENGHAS K. 1986. — in SCHLECHTER R. (ed.), die Orchideen, 3. Aufl. t. 1 : 1075.

CORDEMOY E.J. 1895. — Orchidées : 165-262, *Flore de l'île de La Réunion*. P. Klincksieck, Paris.

FINET E.A. 1907. — Classification et énumeration des orchidées africaines de la tribu des Sarcanthées d'après les collections du Muséum de Paris. *Bull. Soc. Bot. France* 54, Mém. 9 : 1-65.

FRAPPIER C. 1880. — *Catalogue des Orchidées de l'île de La Réunion*. Lahuppe, Saint-Denis.

KRAENZLIN F. 1900. — *Orchidacearum genera et species* 1 : 490. Mayer & Müller, Berlin.

LINDLEY J. 1824. — Aeranthes grandiflora. *Bot. Reg.* 10, sub t. 817. London.

LINDLEY J. 1833. — The genera and species of Orchidaceous plants : 245.

MOORE S. 1877. — Orchidaceae : 327-363, in BAKER J. (ed.), *Flora of Mauritius and the Seychelles*. Reeve & Co., London.

PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1941. — Orchidées : 79-80, in HUMBERT H. (ed.), *Flore de Madagascar*, 49[e] fam., t. 2. MNHN, Paris.

RICHARD A. — *Monographie des Orchidées des îles de France et de Bourbon* : 1-83 (Extrait des Mém. Soc. Hist. Nat. Paris 4).

RIDLEY H.N. 1885. — The orchids of Madagascar. J. Linn. Soc., Bot. 21 : 456-522.

SCHLECHTER R. 1925. — Orchidaceae Perrierianae. Feddes Repert., Beih. 33 : 17-391.

SPRENGEL C. 1826. — *Systema Vegetabilium* 3.

VAUGHAN R.E. 1933. — Catalogue of the flowering plants in the herbarium. *Maur. Inst. Bull.* 1 : 1-120.

Manuscrit reçu le 7 juin 1997 ;
version révisée acceptée le 25 août 1997.

Five new rain forest genera of Australasian Rutaceae

Thomas G. HARTLEY
Australian National Herbarium, Division of Plant Industry,
CSIRO, P.O. Box 1600, Canberra ACT 2601, Australia.

KEY WORDS
Rutaceae,
new genera,
Australasian.

ABSTRACT
The new genera *Dinosperma* (Australia; four species), *Perryodendron* (Moluccas, New Guinea, and New Britain; one species), *Pitaviaster* (Australia; one species), *Crossosperma* (New Caledonia; two species), and *Dutailliopsis* (New Caledonia; one species) are proposed. Three new species are described and six new combinations are established.

MOTS CLÉS
Rutaceae,
nouveaux genres,
Australasie.

RÉSUMÉ
Les nouveaux genres *Dinosperma* (Australie ; quatre espèces), *Perryodendron* (Moluques, Nouvelle-Guinée et Nouvelle-Bretagne ; une es-pèce), *Pitaviaster* (Australie ; une espèce), *Crossosperma* (Nouvelle-Calédonie ; deux espèces), et *Dutailliopsis* (Nouvelle-Calédonie ; une espèce) sont proposés. Trois nouvelles espèces sont décrites et six nouvelles combinaisons sont établies.

In my continuing taxonomic study of Australasian-Malesian Rutaceae I have encountered nine species—four originally described in *Melicope* J.R. & G. Forst., two in *Euodia* J.R. & G. Forst., and three undescribed—which in their morphology appear to stand outside acceptable limits of previously described genera. The following new genera are proposed for these plants: (1) *Dinosperma*, which is endemic to eastern Australia, accomodates *M. melanophloia* C.T. White, *M. stipitata* C.T. White & Francis, *E. erythrococca* F. Muell., and a new species; (2) *Perryodendron*, which is monotypic and occurs in the Moluccas, New Guinea, and New Britain, accommodates *M. parviflora* C.T. White; (3) *Pitaviaster*, which is monotypic and endemic to eastern Australia, accomodates *E. haplophylla* F. Muell.; (4) *Crossosperma*, which is endemic to New Caledonia, accomodates *M. velutina* Guillaumin and a new species; and (5) *Dutailliopsis*, which is monotypic and endemic to New Caledonia, accommodates a new species.

If these new genera were to be placed in the classification proposed by ENGLER (1931), in what is the standard major work on the Rutaceae, *Dinosperma*, *Perryodendron*, and *Pitaviaster* would be assigned to the subfamily Rutoideae Engler, tribe Zanthoxyleae Hook. f., whereas *Crossosperma* and *Dutailliopsis* would be put in the subfamily Toddalioideae Engl., tribe

Toddalieae Hook. f. There is doubt that ENGLER's circumscriptions of these taxa represent natural groupings, however (see, for example, HARTLEY 1981, 1982, and NG et al. 1987), so for the present the genera are simply compared to what appear to be their nearest relatives, without further reference to their subfamilial or tribal classification.

Inflorescences in the new genera are compound, usually with two or more orders of branching. The term thyrsiform is used to describe those in which the primary branches are opposite. Those described as paniculate have alternate primary branches.

The term testa is used to describe the part of the seed that is believed to be derived from the outer integument of the ovule. In *Perryodendron*, *Pitaviaster*, and *Dutailliopsis* the testa has an inner layer of dense, black sclerenchyma (the sclerotesta), and immediately internal to it is a zone of fragile, thin-walled cells which is believed to represent the inner integument. Seeds of *Dinosperma* and *Crossosperma* do not have a sclerotesta, and they seem to lack an inner integument.

Pollen of the new genera is described in my study of *Euodia* and *Melicope* (submitted for publication). It is not diagnostic.

DINOSPERMA T.G. Hartley, gen. nov.

Frutices vel arbores, trichomatibus simplicibus; foliis oppositis vel verticillatis (in surculis aliquot suboppositis vel alternis), pinnatis (1- vel 2-jugis), digitate 3-foliolatis, 1-foliolatis, vel simplicibus; laminis pellucido-punctatis, pinnatinervibus; inflorescentiis thyrsiformibus usque paniculatis, terminalibus vel terminalibus et axillaribus; floribus actinomorphis, bisexualibus; sepalis 4, basi vel usque 1/3 longitudine connatis, in fructu persistentibus; petalis 4, distinctis, anguste imbricatis vel valvatis, adaxialiter apice ± uncinatis, in fructu deciduis; staminibus 8, distinctis, alternatim ± inaequalibus, filamento complanato, sublineari usque oblanceolato, apice acuto vel subulato, anthera ovoidea usque ellipsoidea, dorsifixa, introrsa; disco intrastaminali, annulari, pulvinato, vel columnari; gynoecio 4-loculato, 4-carpellato, carpellis basi vel usque 1/3 longitudine connatis et apicem versus a stylo junctis, placentatione axiali, ovulis in quoque loculo 2, subcollateralibus vel superpositis, stylo recto, filiis 4 cohaerentibus constanto, stigmate punctiformi vel capitellato; fructu ex folliculis 1-4 constanti, carpellis abortivis, si ullis, persistentibus, folliculis basi vel usque 1/6 longitudine connatis, exocarpio sicco vel subcarnoso, endocarpio basi adnato vel soluto et sub dehiscentia cum semine dimisso; seminibus in quoque folliculo 1 vel raro 2, ovoideis usque ellipsoideis; testa hebetata usque nitida, pergamentacea usque coriacea, laevi vel leviter rugulosa; endospermio obsoleto; cotyledonibus complanatis, in semine convolutis et plicatis; cotyledonibus in plantula epigaeis, foliaceis, transverse ellipticis.

TYPE.—*Dinosperma melanophloia* (C.T. White) T.G. Hartley (= *Melicope melanophloia* C.T. White).

Shrubs or trees, trichomes simple. Leaves opposite or whorled (in occasional shoots subopposite or alternate), pinnate (with 1 or 2 pairs of leaflets), digitately 3-foliolate, 1-foliolate, or simple; blades pellucid-dotted, pinnately veined. Inflorescences thyrsiform to paniculate, terminal or terminal and axillary. Flowers actinomorphic, bisexual; sepals 4, connate at base or up to 1/3 their length, persistent in fruit; petals 4, distinct, narrowly imbricate or valvate, ± hooked adaxially at apex, deciduous in fruit; stamens 8, distinct, alternately ± unequal, filament flattened, sublinear to oblanceolate, acute or subulate at apex, anther ovoid to ellipsoid, dorsifixed, introrse; disc intrastaminal, annular, pulvinate, or columnar; gynoecium 4-loculate, 4-carpellate, carpels connate at base or up to 1/3 their length and joined subapically in the style, placentation axile, ovules 2 per locule, subcollateral or superposed, style straight, composed of 4 coherent stylar elements, stigma punctiform or capitellate. Fruit of 1-4 follicles, the abortive carpels, if any, persistent; follicles connate at base or up to 1/6 their length, exocarp dry or subfleshy, endocarp adnate at base or separate and discharged with the seed at dehiscence. Seeds 1 or rarely 2 per follicle, ovoid to ellipsoid; testa dull to glossy, pergamentaceous to coriaceous, smooth or faintly wrinkled; endosperm obsolete; cotyledons flattened, convolute and folded. Cotyledons in the seedling epigeous, foliaceous, transversely elliptic.

ETYMOLOGY.—From the Greek *dinos*, whirl, and *sperma*, seed, referring to the convolute cotyledons.

Dinosperma is characterized mainly by its opposite or whorled leaves, terminal inflorescences,

bisexual flowers, 4-merous calyx and corolla, 8-merous androecium, 4-merous, subapocarpous gynoecium, 2-ovulate carpels, follicular fruit which at dehiscence (except in *D. erythrococca*) discharges the endocarp with the seed, pergamentaceous to coriaceous testa without sclerotesta, obsolete endosperm, and flattened cotyledons which in the seed are convolute and folded.

The endemic eastern Australian genera *Bosistoa* F. Muell. ex Benth., *Bouchardatia* Baill., and *Acradenia* Kippist (see HARTLEY 1977a, 1977b) are the closest relatives of *Dinosperma*, sharing with it, among other features, opposite leaves, terminal inflorescences, bisexual, obdiplostemonous flowers, subapocarpous gynoecium, follicular fruit which at dehiscence discharges the endocarp with the seed, pergamentaceous testa without sclerotesta, and obsolete endosperm. Unlike *Dinosperma*, their cotyledons are planoconvex and are neither convolute nor folded. Also, among other differences, *Bosistoa* has 5-merous flowers with 4-6 ovules per carpel, *Bouchardatia* has 6-8 ovules per carpel, and *Acradenia* has 5- or 6-merous flowers.

From the foregoing it is evident that the main diagnostic feature of *Dinosperma* is the convolute-folded posture of its cotyledons in the seed. Because in the seedling these cotyledons are epigeous and foliaceous (this is shown in the QRS sheet of *Hyland 6470, D. melanophloia*), their posture in the seed is probably adaptive, providing them with a large surface area which upon germination enables them to function more effectively as photosynthetic organs.

Elsewhere in the Rutaceae, embryos similar to those of *Dinosperma* are known in the Southeast Asian-southwestern Pacific genus *Micromelum* Blume, in which the cotyledons are irregularly and complexly folded, and in the Neotropical subtribe Cuspariinae Engl., in which, according to KALLUNKI (1992), the cotyledons are commonly folded. Neither of these taxa are close relatives of *Dinosperma*. Among other differences, *Micromelum* has alternate leaves and indehiscent fruit, and genera of the Cuspariinae tend to have zygomorphic flowers, united petals, and basally appendaged anthers.

Dinosperma is unusually variable in its fruit. In *D. erythrococca* (F. Muell.) T.G. Hartley the exocarp is attractively colored (orange to red) and subfleshy and the endocarp and seed remain attached in the dehisced follicle. In the other three species the exocarp is brown and dry and the endocarp is elastically discharged with the seed at dehiscence. In all four species the endocarp is cartilaginous except in the region of the axile placenta, where it is membranaceous. This membranaceous portion, the ventral endocarp (see Fig. 1E), is only partly distinct in *M. erythrococca*, whereas in the other species it separates from the rest of the endocarp, the dorsilateral endocarp (see Fig. 1D), and is more or less persistent on the discharged seed (with the drying of herbarium specimens it generally becomes detached).

In its attractively colored, subfleshy fruit and persistent seeds with coriaceous testa, *Dinosperma erythrococca* appears to be specialized for dispersal by arboreal birds. In the other species, where the seeds are expelled at dehiscence and have a thinner testa, dispersal may be effected by ants attracted to the ventral endocarp. This is a possibility because seeds of the rutaceous genus *Boronia* Sm., which are known to be ant-dispersed (BERG 1975), have a ventral endocarp which is essentially the same as that of *Dinosperma*, and it is the attractant.

Key to the species of *Dinosperma*

1. Leaves 1-bladed; follicles brown, dry 2
1'. Leaves, or most of them, compound; follicles orange to red, subfleshy .... 4. **D. erythrococca**
2. Leaves 5-17.5 cm long, the petiole 0.4-3.5 cm long, the blade acute to attenuate at base 3
2'. Leaves 15-30 cm long, the petiole 0.1-0.5 cm long, the blade narrowly cordate at base .... 3. **D. longifolia**
3. Main veins of leaves 8-10 per side; inflorescences 6-12 cm long; follicles 8-10 mm long, the endocarp sparsely pubescent .... 1. **D. melanophloia**
3'. Main veins of leaves 11-17 per side; inflorescences 1.5-3 cm long; follicles 10-15 mm long, the endocarp glabrous .... 2. **D. stipitata**

1. Dinosperma melanophloia (C.T. White) T.G. Hartley, **comb. nov.**

Melicope melanophloia C.T. White, Bot. Bull. Dept. Agric., Queensland 20: 8, fig. on p. 9 (1918).—Type: *C.T. White s.n.*, Queensland, Wide Bay District, Kin Kin, Jan. 1917, fl., young fr. (holo-, BRI!; iso-, A!, MEL!, NY!).

Tree 3-10 m high. Young branchlets like the leaves glabrous. Leaves opposite (alternate in occasional shoots), 1-foliolate, 7-17.5 cm long; petiole 0.5-3.5 cm long, usually swollen distally; petiolule obsolete; leaflet blade subcoriaceous, elliptic, 6.5-16 × 2-7 cm, base acute to attenuate, margin entire, apex narrowly obtuse to acuminate, main veins 8-10 per side. Inflorescences thyrsiform to paniculate, many- or sometimes several-flowered, hispidulous or sparsely so, 6-12 cm long, pedicels 0.6-3 mm long. Sepals puberulent, suborbicular to broadly ovate, 1-1.2 mm long; petals white, narrowly imbricate, short-sericeous abaxially, puberulent adaxially at least in distal 1/2, ovate-elliptic, 5.5-6.5 mm long; stamens 1/2-3/4 as long as petals, filament densely pilosulose at margin, otherwise sparsely pilosulose, at least adaxially, usually with a few papillate glands toward apex, narrowly oblong to lanceolate, subulate at apex, anther 0.5-1 mm long; disc glabrous, annular, about 0.6 mm high; gynoecium 2-2.5 mm long, ovary pubescent, style sparsely pilosulose in proximal 3/4, 1-1.5 mm long. Follicles erect or ascending, ellipsoid to obovoid, 8-10 mm long, obliquely truncate at apex and usually with upper-abaxial spur-like appendage to 0.8 mm long; exocarp brown, dry, tomentose; endocarp sparsely pubescent, discharged with the seed at dehiscence. Seeds 6-8.5 mm long; testa pergamentaceous, brown or blackish brown, lustrous, faintly wrinkled.—Fig. 1.

Distribution and ecology.—Northeastern to southeastern Queensland (Fig. 2A); rain forest (often dry) from 60 to 1000 m.

Additional specimens examined.—Australia, Queensland.—Cook District: *Gray 962*, State Forest Reserve 144, Windsor Tableland, 1000 m, 17 July 1978, fr. (CANB); *Hartley & Hyland 14126*, Bridle Creek about 12 miles SE of Mareeba, 21 Nov. 1973, fr. (CANB); *Hyland RFK 2566*, State Forest Reserve 607, Bridle logging area, 520 m, 6 Apr. 1972, fl. (CANB); *5471*, Rocky River, 80 m, 14 Sep. 1971, galled fr. (BISH, BRI, CANB, LAE, QRS); *5948*, State Forest Reserve 607, Bridle logging area, 520 m, 6 Apr. 1972, fl. (BRI, L, LAE, QRS); *6468*, State Forest Reserve 607, 17°00'S, 145°35'E, 480 m, 1 Nov. 1972, fr. (QRS); *6470*, State Forest Reserve 607, 17°00'S, 145°35'E, 500 m, 1 Nov. 1972, fr., seedlings (BRI, L, LAE, QRS); *W.T. Jones 2288*, Massey Creek, 12 Oct. 1962, fr. (CANB); *O'Farrell 78*, State Forest Reserve 607, Bridle logging area, 480 m, 26 May 1971, galled fr. (BRI, CANB, L, LAE); *L.S. Smith 11743*, upper Massey Creek 15 miles ENE of Coen, 350 ft., 11 Oct. 1962, fr. (CANB).—North Kennedy District: *Byrnes & Clarkson 3853*, Conway Range, Brandy Creek, 13 Apr. 1978, fl. (CANB).—Wide Bay District: *Forster 9123*, Farrels Scrub, Deep Creek road, 240 m, 13 Oct. 1991, old fr. (CANB); *Francis s.n.*, Kin Kin, Dec. 1919, fl. (A, UC); *Francis & White s.n.*, Kin Kin, Mar. 1916, fr. (A, NSW); *Hartley 15173*, Stony Creek near Didcot, 24 Oct. 1991 (CANB); *Petrie 30A*, Amamoor, Oct. 1921, fl. (A, BRI); *Tracey s.n.*, Imbil (CANB).—Moreton District: *Thorpe s.n.*, Blackall Range near Palmwoods, 15 Jan. 1979, fl. (CANB).

Dinosperma melanophloia and *D. stipitata* are unique in the genus in their tendency to have distally swollen petioles (which I take as evidence that their leaves are 1-foliolate, i.e., reduced compound leaves, rather than simple) and spurred follicles. Although probably quite closely related, they are readily distinguishable on several characters. *Dinosperma melanophloia* has a higher number of main veins in its leaflet blades, larger inflorescences, flowers, and follicles, an annular (vs. columnar) disc, and sparsely pubescent (vs. glabrous) endocarp.

2. Dinosperma stipitata (C.T. White & Francis) T.G. Hartley, **comb. nov.**

Melicope stipitata C.T. White & Francis, Proc. Roy. Soc. Queensland 37: 153, tab. 2 (1926).—Type: *Hayes s.n.*, Queensland, Cook District, Glenallyn, Malanda, fl. (holo-, BRI!).

Shrub or tree 2-15 m high. Young branchlets like the leaves glabrous. Leaves opposite or in whorls of 3 or 4, 1-foliolate, 5-17 cm long; petiole 0.4-1.2 cm long, usually swollen distally;

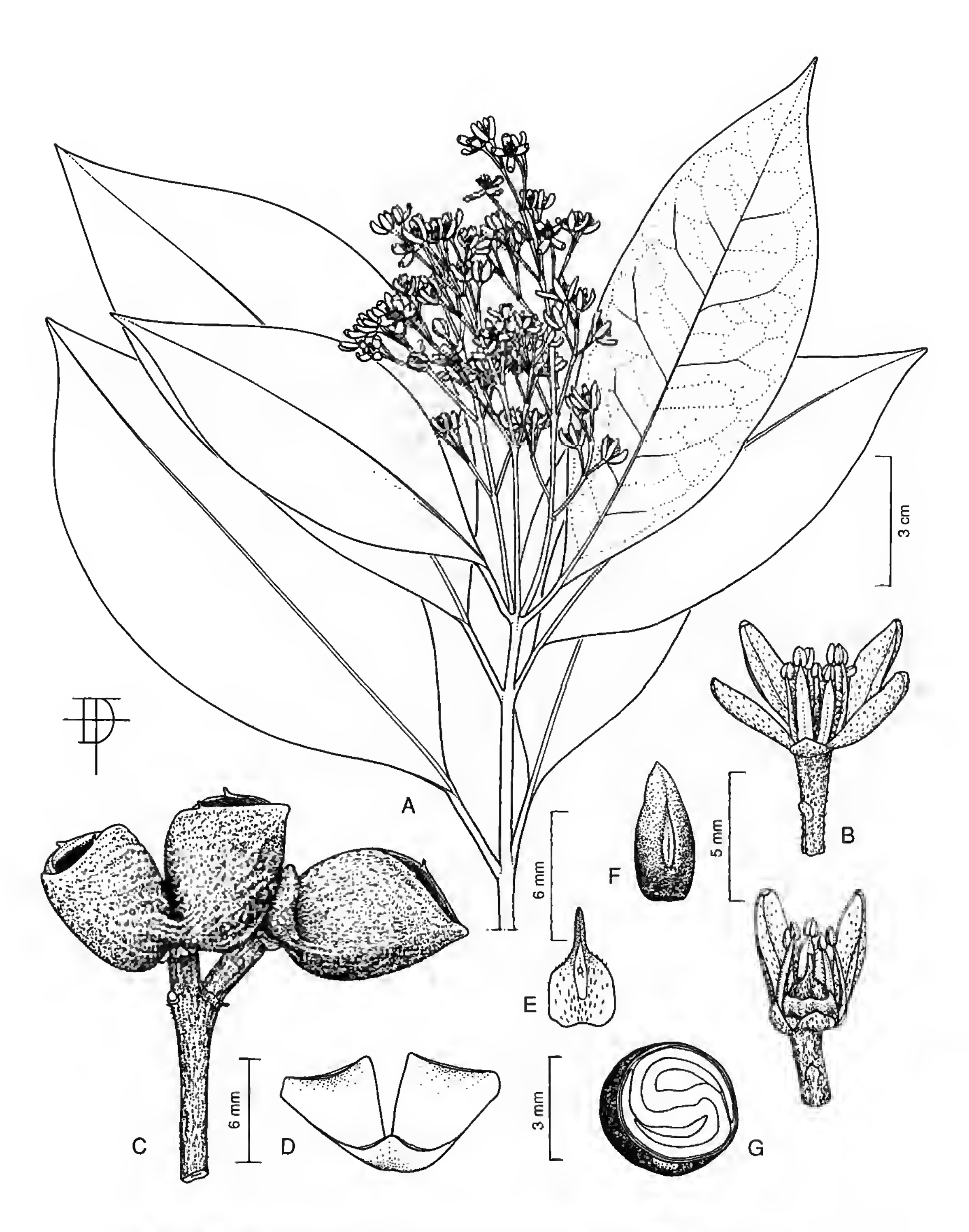


Fig. 1.—***Dinosperma melanophloia*** (C.T. White) T.G. Hartley: **A**, flowering branchlet; **B**, flowers; **C**, fruits; **D**, dorsilateral endocarp; **E**, ventral endocarp; **F**, seed; **G**, transverse section of seed. (A, *Hyland 5948*, B, *Hyland RFK 2566*; C-G, *Jones 2288*).

petiolule obsolete; leaflet blade subcoriaceous, elliptic or elliptic-obovate, or narrowly so, 4.5-16 × 1-4.7 cm, base cuneate to attenuate or sometimes acute, margin entire, apex narrowly obtuse to acuminate, main veins 11-17 per side. Inflorescences thyrsiform, several- or sometimes few-flowered, glabrous to puberulent, 1.5-3 cm long, pedicels 2.5-6 mm long. Sepals ciliolate, otherwise glabrous to sparsely puberulent, ovate-triangular, 0.6-0.8 mm long; petals white or cream, valvate, densely puberulent at margin, otherwise glabrous to sparsely puberulent abaxially and pubescent abaxially, rather narrowly elliptic or elliptic-obovate, 4-6 mm long; sta-

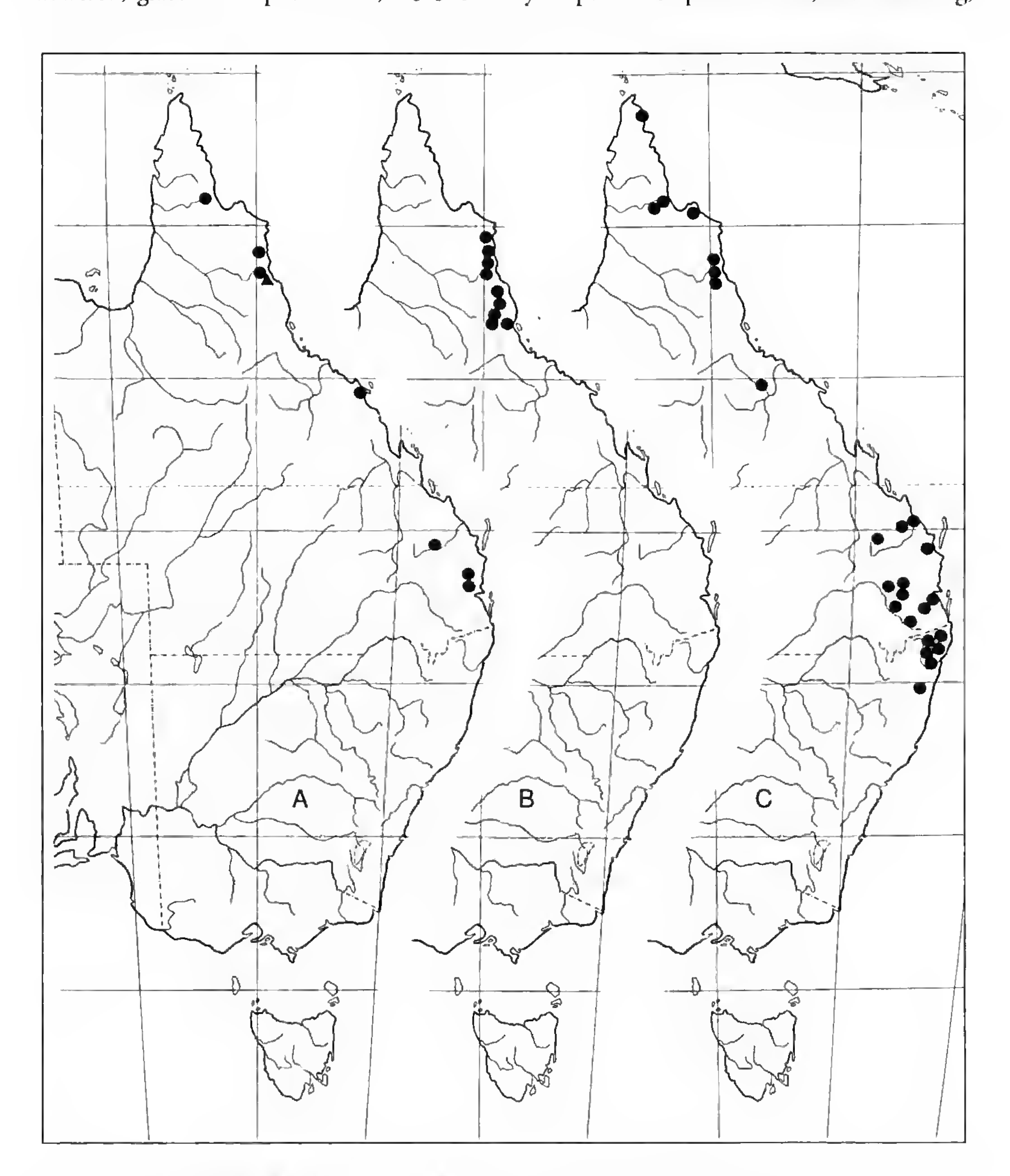


Fig. 2.—Distributions of ***Dinosperma*** species: **A**, ***D. melanophloia*** (C.T. White) T.G. Hartley (dots) and ***D. longifolia*** T.G. Hartley (triangle); **B**, ***D. stipitata*** (C.T. White & Francis) T.G. Hartley; **C**, ***D. erythrococca*** (F. Muell.) T.G. Hartley.

mens about as long as petals, filament densely pubescent at margin, otherwise glabrous abaxially and pubescent in proximal 1/2 adaxially, eglandular, lanceolate to oblanceolate, subulate at apex, anther 0.6-1 mm long; disc glabrous, columnar, 1-1.3 mm long (similar in size and stipe-like in fruit); gynoecium 2.5-3.5 mm long, ovary pubescent or sparsely so, style glabrous, 1.5-2.5 mm long. Follicles erect or ascending, broadly ellipsoid to obovoid, 10-15 mm long, rounded to ± obliquely truncate at apex and often with upper-abaxial spur-like appendage to 2 mm long; exocarp brown or dark brown, dry, glabrate or rarely pubescent; endocarp glabrous, discharged with the seed at dehiscence. Seeds 8-11 mm long; testa subcoriaceous, reddish brown or blackish, dull to rather lustrous, nearly smooth.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY.—Northeastern Queensland (Fig. 2B); rain forest from 230 to 800 m.

SELECTED SPECIMENS EXAMINED.—AUSTRALIA, QUEENSLAND.—Cook District: *Forster & Tucker 4363*, 6.8 km SE of Butchers Creek School, 500 m, 13 June 1988, old fr. (CANB); *Godwin C 2581*, head of Roaring Meg Creek, 2000 ft., May 1984, bud, fr. (BRI); *Hoogland 8534*, Davies Creek forestry road 10 miles ENE of Mareeba, 1650 ft., 6 July 1962, fl. (BRI, CANB); *Hyland 6393*, Timber Reserve 1230, Boonjie logging area, 720 m, 3 Oct. 1972, fr. (BRI, L, LAE, QRS); *6678*, Boonjie logging area, 680 m, 7 Feb. 1973, fl. (BRI, L, LAE, QRS); *W.T. Jones 1498*, Davies Creek, 24 May 1960, fr. (CANB); *Kajewski 1223*, Boonjie, Ghurka Pocket, 800 m, 24 Sep. 1929, fr. (A, BRI, MEL, NSW, NY); *L.S. Smith 5271*, Davies Creek, 24 Aug. 1954, fr. (LAE); *10075*, Mt. Lewis, Aug. 1957, fr. (BRI); *11113*, Gap Creek about 38 km S of Cooktown, 230 m, 7 Sep. 1960, fr. (A, BRI, L); *12062*, Lock Creek about 14 miles SE of Mareeba, 1700 ft., 20 Oct. 1962, fr. (A, BRI, L); *Webb & Tracey 5605*, end of Davies Creek road, 1400 ft., 23 Jan. 1962, fr. (CANB); *10873*, Mt. Finnegan, 300-600 m, 25 Aug. 1972, fr. (BRI, CANB).—North Kennedy District: *Dallachy s.n.*, Rockingham Bay, fr. (MEL); *Hyland RFK 1194*, Kirrama, 650 m, 19 Oct. 1967, fr. (QRS); *L.S. Smith 4734*, Koolmoon Creek, 30 Sep. 1950, fr. (BISH, BRI, CANB, LAE).

Dinosperma stipitata is most nearly related to *D. melanophloia* (q.v.).

The two northernmost collections (*L.S. Smith 11113*, from Gap Creek, and *Webb & Tracey 10873*, from Mt. Finnegan) differ from the other fruiting material seen in having pubescent (v.s. glabrate) exocarp. This appears to be their only differential feature and it is a minor one.

The GODWIN collection from Cook District is exceptional in that it has the characteristics of a rheophyte. It has unusually narrow leaflet blades 4.5-7 × 1-1.4 cm and was taken from shrubby plants growing along a permanent stream in rain forest.

3. Dinosperma longifolia T.G. Hartley, sp. nov.

Arbor ca. 4 m alta; ramulis novellis ut petiolis hirsutulis vel sparse hirsutulis; foliis oppositis vel verticillatis (in quoque nodo 3 vel 4), simplicibus, 15-30 cm longis, apicem versus ramulorum ± confertis; petiolo 0.1-0.5 cm longo; lamina subcoriacea, glabra vel fere glabra, anguste elliptica usque oblanceolata, 15-30 × 4-7.5 cm, basi anguste cordata, margine integra, apice acuta vel subacuminata, venis primariis utrinsecus 23-27; inflorescentiis paniculatis, multifloris, 18-30 cm longis, axe et ramis hispidulis, pedicellis glabris vel fere glabris, 2-3 mm longis; alabastris solis visis; sepalis ciliolatis, aliter glabris vel fere glabris, late ovatis, ca. 1 mm longis; petalis (colore ignoto) anguste imbricatis, glabris, ovato-ellipticis, ca. 2 mm longis; staminibus petala fere aequantibus, filamento margine dense pilosuloso, aliter abaxialiter glabris et adaxialiter in 1/2-1/3 distali pilosuloso, apicem versus glandes papillatis paucis praedito, sublineari, apice acuto, anthera ca. 0.5 mm longa; disco glabro, annulari, ca. 0.3 mm alto; gynoecio glabro, ca. 1 mm longo, stylo ca. 0.5 mm longo; folliculis divaricatis; asymmetrice obovatis, ca. 20 mm longis, apice oblique truncatis; exocarpio brunneo, sicco, glabro; endocarpio glabro, sub dehiscentia cum semine dimisso; seminibus maturis ignotis.

TYPE.—*Nicholson 4018*, Australia, Queensland, Cook District, State Forest Reserve 607, Freshwater Creek, 11 Jan. 1966, bud, fr. (holo-, BRI!; iso-, QRS!).

Tree about 4 m high. Young branchlets like the petioles hirsutulous or sparsely so. Leaves opposite or in whorls of 3 or 4, simple, 15-30 cm long, ± crowded toward branchlet apices; petiole 0.1-0.5 cm long; blade subcoriaceous, glabrous or nearly so, narrowly elliptic to oblanceolate, 15-30 × 4-7.5 cm, base narrowly cordate, margin entire, apex acute or subacuminate, main veins 23-27 per side. Inflorescences paniculate, many-

flowered, 18-30 cm long, axis and branches hispidulous, pedicels glabrous or nearly so, 2-3 mm long. Flowers only seen in bud; sepals ciliolate, otherwise glabrous or nearly so, broadly ovate, about 1 mm long; petals (color unknown) narrowly imbricate, glabrous, ovate-elliptic, about 2 mm long; stamens nearly as long as petals, filament densely pilosulose at margin, otherwise glabrous abaxially and pilosulose in distal 1/2-2/3 adaxially, with a few papillate glands toward apex, sublinear, acute at apex, anther about 0.5 mm long; disc glabrous, annular, about 0.3 mm high; gynoecium glabrous, about 1 mm long, style about 0.5 mm long. Follicles divaricate, asymmetrically obovate, about 20 mm long, obliquely truncate at apex; exocarp brown, dry, glabrous; endocarp glabrous, discharged with the seed at dehiscence. Mature seeds unknown.—Fig. 3.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY.—Known only from the type locality, in northeastern Queensland (Fig. 2A); rain forest at about 1000 m.

ADDITIONAL SPECIMENS EXAMINED (from the type locality).—*Dansie 2193*, 6 Dec. 1961 (BRI).

Dinosperma longifolia is at once recognizable by its large, basally cordate, nearly sessile leaves, large inflorescences, and large follicles. As far as known, the plant is correctly placed in *Dinosperma*, but the seeds at hand are very immature and their embryo, which is minute, does not show the convolute cotyledons that are characteristic of the genus. Thus, the identification is somewhat uncertain.

It is hoped that placing this rare and unusual plant on the record will result in its rediscovery. Unfortunately, it is quite likely that the type locality is now flooded by an artificial lake (D.I. NICHOLSON, in litt.).

4. Dinosperma erythrococca (F. Muell.) T.G. Hartley, **comb. nov.**

Euodia erythrococca F. Muell., Fragm. 1: 28 (1858).—*Melicope erythrococca* (F. Muell.) Benth., Fl. Austral. 1: 360 (1863).—Lectotype (here designated): *Hill & Mueller s.n.*, Australia, Queensland, Moreton District, Moreton Bay, fr. (MEL!).

Tree 9-23 m high. Young branchlets like the leaf rachises and petioles glabrous or sparsely hispidulous. Leaves opposite (subopposite or alternate in occasional shoots), pinnate (with 1 or 2 pairs of leaflets) or digitately 3-foliolate (occasional leaves 1- or 2-foliolate), 5-20 cm long; proximal segment of rachis and petiole 1-5 cm long; petiolule in lateral leaflets obsolete or up to 7 mm long, in terminal leaflet 1.5-20(-30) mm long; leaflet blades subcoriaceous, glabrous or nearly so, ovate to elliptic, or narrowly so, 3-10 (-12) × 1-3(-5) cm, base acute to subattenuate, ± inequilateral in lateral leaflets, margin entire or inconspicuously glandular-crenulate, apex obtuse to acute or sometimes subacuminate, main veins 10-17 per side. Inflorescences thyrsiform, several- or many-flowered, nearly glabrous to hispidulous or puberulent, 3.5-9 cm long, pedicels 1.5-5 mm long. Sepals ciliolate, otherwise nearly glabrous or sparsely puberulent, ovate or ovate-triangular, 0.8-1 mm long; petals greenish cream, cream, or pale yellow, valvate, puberulent abaxially, especially toward margin, pubescent adaxially, especially in distal 1/2, elliptic to obovate, or narrowly so, 3.5-4 mm long; stamens about 3/4 as long as petals, filament ciliate or nearly glabrous, eglandular, gradually tapering from rather narrow base to subulate apex, anther 0.5-0.6 mm long; disc glabrous to appressed-pubescent, pulvinate, about 0.5 mm high; gynoecium 1.5-2 mm long, ovary glabrous to rather sparsely pubescent, style sparsely pilosulose in proximal 1/2-2/3, 1-1.5 mm long. Follicles divaricate, ellipsoid, 6-8.5 mm long, rounded or obtuse at apex; exocarp orange to red, subfleshy, glabrous or glabrate; endocarp glabrous, adnate at base, with the seed persistent in dehisced follicle. Seeds 3.5-4.5 mm long; testa coriaceous, black or bluish black, glossy, smooth or faintly wrinkled.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY.—Northeastern Queensland to northeastern New South Wales (Fig. 2C); rain forest (often dry) from 60 to 1000 m.

SELECTED SPECIMENS EXAMINED.—AUSTRALIA, QUEENSLAND.—Cook District: *Dockrill 553*, between Iron Range and Portland Roads, 60 m, 12 Oct. 1972, fl., fr. (BRI, QRS); *Fell & Stanton 3206*, Cape Melville National Park, Altonmoui Range, 60 m, 8 May 1993, bud (CANB); *Fell et al. 3225*, Brown Peak, 160 m, 9 May 1993, fl. (CANB); *Flecker Nth Qld. Herb. 13285*, Coen, Mt. White, 19 July 1949,

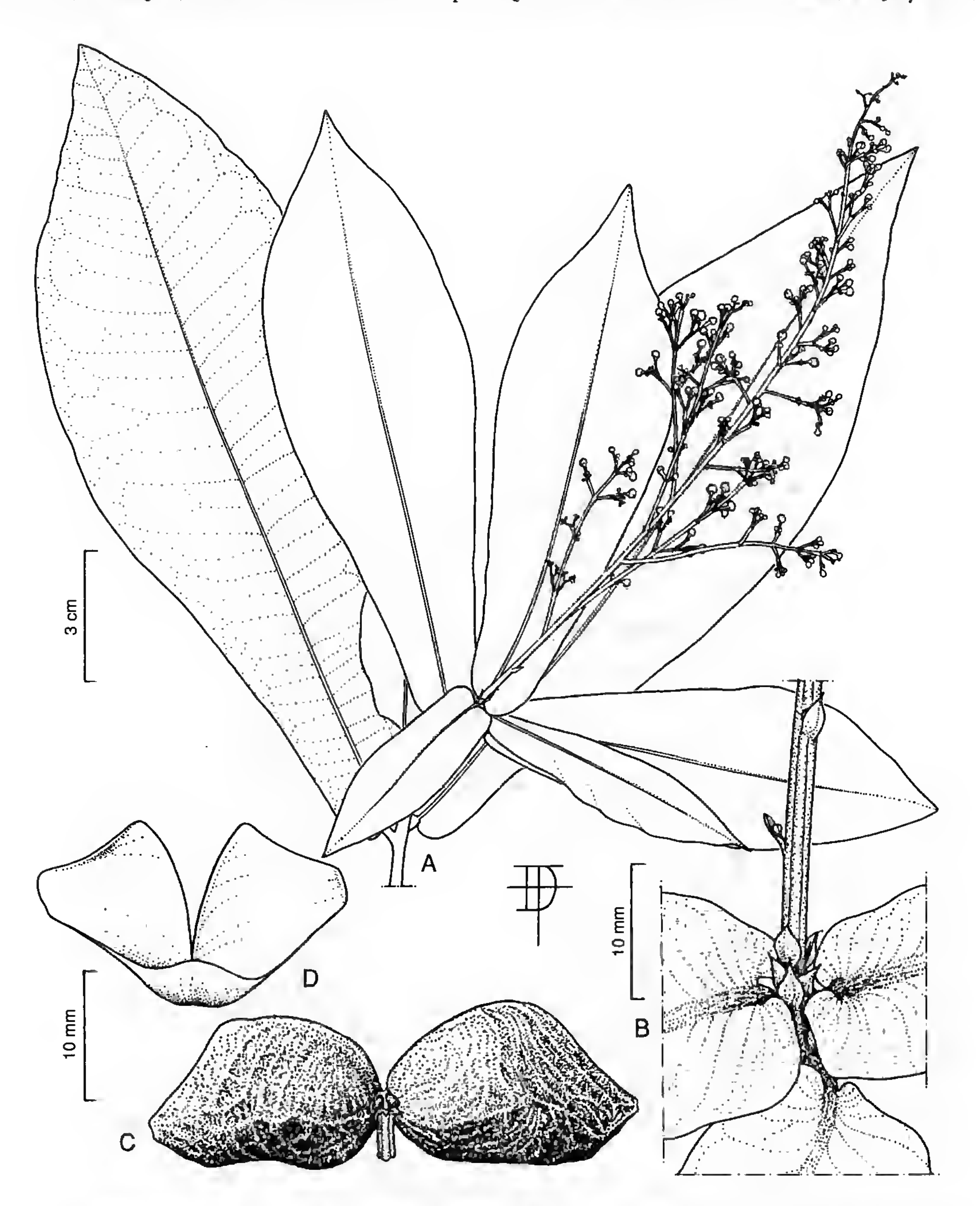


Fig. 3.—***Dinosperma longifolia*** T.G. Hartley: **A**, flowering branchlet; **B**, detail of leaf bases; **C**, fruit; **D**, dorsilateral endocarp. (All from *Nicholson 4018*).

fl., fr. (NY); *Hartley & Hyland 14121*, Bridle Creek 12 miles SE of Mareeba, 21 Nov. 1973, fl., fr. (CANB); *Hyland RFK 865*, State Forest Reserve 194, 17°15'S, 145°25'E, 1000 m, 26 Sep. 1967 (QRS); *RFK 949*, State Forest Reserve 191, 17°25'S, 145°30'E, 700 m, 29 Sep. 1967, bud, fr. (QRS); *RFK 1000*, State Forest Reserve 185, 17°10'S, 145°40'E, 760 m, 4 Oct. 1967, fl. (QRS); *3693*, Atherton, 9 Apr. 1964, fr. (L); *6816*, Rocky River, 75 m, 6 Sep. 1973, fl., fr. (CANB, QRS); *Nicholson s.n.*, State Forest Reserve 185, Python logging area, 610 m, 3 Oct. 1967, fl., fr. (BRI, L, QRS); *O'Farrell 5*, State Forest Reserve 185, Platypus logging area, 720 m, 20 Apr. 1971 (BRI, CANB, L, QRS); *Sanderson 247*, State Forest Reserve 185, Downfall logging area, 720 m, 18 June 1973 (QRS); *L.S. Smith 3354*, Juara Creek between Kairi and Danbulla, 19 Aug. 1947, bud (CANB, LAE); *Stocker 654*, State Forest Reserve 191, Wongabel, 760 m, 7 Apr. 1971, fr. (BRI, L, LAE, NSW, QRS); *Webb & Tracey 13371*, Speewah road SW of Kuranda, 400 m, July 1973 (CANB).—North Kennedy District: *Hyland 6061*, Barrabas Scrub, 300 m, 16 May 1972, fl., fr. (BRI, L, QRS).—Wide Bay District: *C. Moore s.n.*, Wide Bay, fr. (MEL!), syntype; *L.S. Smith 4118*, Bingera, Oct. 1948 (BRI); *4169*, Burnett Heads road, 29 Oct. 1948, fl. (BRI).—Burnett District: *Bancroft s.n.*, Eidsvold, fr. (A, BRI, NSW); *Grove 110*, Nanango, May 1918 (BRI).—Darling Downs District: *F.M. Bailey s.n.*, Gladfield, fr. (NSW); *Longman 1*, Toowoomba, fr. (BRI); *Tryon 87*, Bunya Mts., Nov. 1890, fr. (BRI).— Moreton District: *Clemens s.n.*, Yarraman Forest Reserve, 1400 ft., Aug. 1944, fr. (A, NY, UC, US); *Jessup 179*, upper Brookfield, 31 Mar. 1979, fr. (CANB). NEW SOUTH WALES.—North Coast District: *Baeuerlen s.n.*, Lismore, May 1894 (NSW); *Beckler s.n.*, Clarence River, fr. (MEL, W); *Floyd s.n.*, Kangaroo River State Forest, Burns Scrub, 27 Sep. 1973 (CFSHB); *W.T. Jones 3159*, Unumgar, 20 Feb. 1966, fr. (CANB); *McLean s.n.*, Casino, Apr. 1918, fr. (BRI).

Dinosperma erythrococca is characterized mainly by its compound leaves and attractively colored, subfleshy fruit with persistent endocarp and seeds.

The common name for *Dinosperma erythrococca* is *tingle tongue*, which refers to a property of the bark to produce a tingling sensation when placed in the mouth. Also, the bark is reputed to have irritating effects on the eyes of axemen cutting the trees. BANCROFT (1891) tested the plant—presumably a decoction of the bark—on frogs and found that it caused reflex excitability followed by paralysis and death. In a chemical analysis of the bark JONES & WHITE (1930) found that the monoterpenoid elemicin was the principal constituent (90 percent) of the essential oil and that the triterpenoid lupeol was also present, but not in the oil. They believed elemicin to be the substance responsible for the abovementioned effects on humans.

PERRYODENDRON T.G. Hartley, gen. nov.

Arbor, trichomatibus simplicibus; foliis oppositis, 1-foliolatis; petiolo saepe distaliter tumido; petiolulo obsoleto; foliolii lamina pellucido-punctata, integra, pinnatinervi; inflorescentiis thyrsiformibus, axillaribus; floribus actinomorphis, bisexualibus, in alabastro globosis vel late ovoideis; sepalis 4, basi connatis, in fructu persistentibus; petalis 4, distinctis, valvatis, adaxialiter apice uncinatis, recurvis, in fructu persistentibus; staminibus 8, distinctis, alternatim parum inaequalibus, filamento sublineari, apice subulato, anthera late ellipsoidea, dorsifixa, introrsa; disco intrastaminali, late complanato, 8-crenulato; gynoecio 4-loculato, 4-carpellato, carpellis in disco partim inclusis, in 1/4 proximali connatis et apice a stylo junctis, placentatione axiali, ovulis in quoque loculo 2, collateralibus, stylo recto, filiis 4 cohaerentibus constanto, stigmate capitellato, 4-lobato; fructu ex folliculis 1-4 constanti, carpellis abortivis, si ullis, persistentibus, folliculis in 1/4 proximali connatis, divaricatis, late compresso-ellipsoideis, exocarpio brunneo, sicco, endocarpio cartilagineo, saltem dorsaliter adnato; seminibus in quoque folliculo 1 vel raro 2, compresso-ellipsoideis, post dehiscentiam persistentibus; testa hebetata, aliquanto tenui et fragili, parte interior nigra, sclerenchymata; endospermio copioso; embryone recta, cotyledonibus complanatis, ellipticis.

TYPE.—*Perryodendron parviflorum* (C.T. White) T.G. Hartley (= *Melicope parviflora* C.T. White).

ETYMOLOGY.—For Dr. Lily May PERRY (1895-1992), in recognition of her contributions to Papuasian botany.

Perryodendron parviflorum (C.T. White) T.G. Hartley, comb. nov.

Melicope parviflora C.T. White, J. Arnold Arbor. 10: 226 (1929).—Type: *Brass 689*, New Guinea, Papua, Central Province, Iawarere, 1000 ft., 24 Nov. 1925, fl. (holo-, BRI!; iso-, A!, P!).

Tree 5-45 m high, trichomes simple. Young branchlets like the petioles strigillose-puberulent

or glabrate; terminal bud puberulent to densely appressed-pubescent. Leaves opposite, 1-foliolate, 6-18 cm long; petiole often swollen distally, 0.5-2 cm long; petiolule obsolete; leaflet blade subcoriaceous, glabrous or glabrate, pellucid-dotted, pinnately veined, elliptic to obovate or suborbicular, 5.5-17 × 2.5-8 cm, base acute to subattenuate, margin entire, apex rounded to short-acuminate. Inflorescences thyrsiform, axillary, many-flowered, 7.5-20 cm long, axis and branches nearly glabrous to densely strigillose-puberulent, pedicels sparsely to densely strigillose-puberulent, 1.5-3.5 mm long. Flowers actinomorphic, bisexual, globose to broadly ovoid in bud; sepals

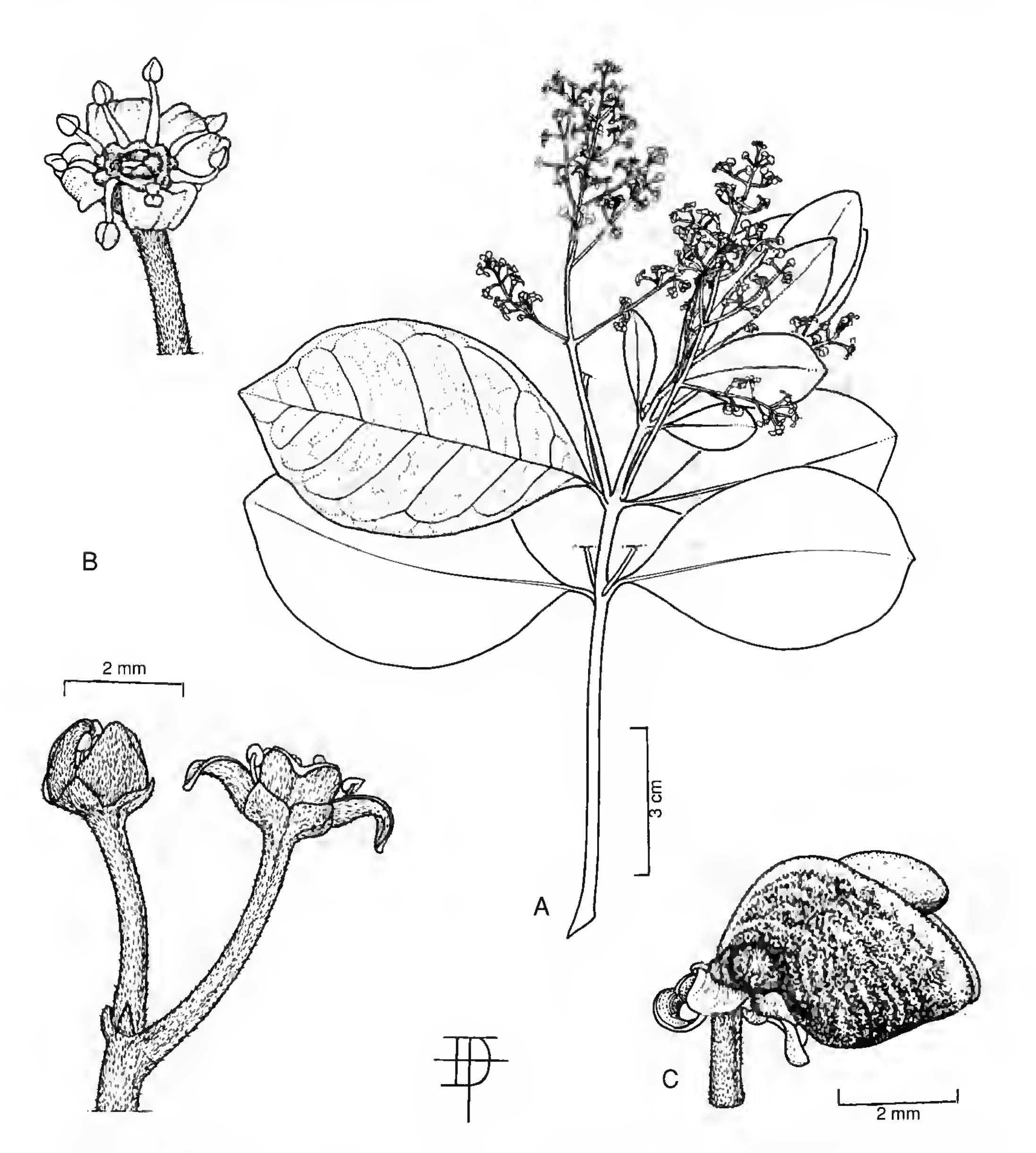


Fig. 4.—***Perryodendron parviflorum*** (C.T. White) T.G. Hartley: **A**, flowering branchlet; **B**, flowers; **C**, fruit. (A, B, *Sayers NGF 21546*; C, *Aët & Idjan* (*Exped. van Dijk*) *692*).

4, connate at base, sparsely to densely strigillose-puberulent, broadly ovate or ovate-triangular, 0.6-0.7 mm long, persistent in fruit; petals 4, white to green or yellowish green, distinct, valvate, glabrous to densely strigillose-puberulent abaxially, glabrous to puberulent adaxially, ovate, 1.4-1.5 mm long, hooked adaxially at apex, recurved, persistent in fruit; stamens 8, distinct, alternately slightly unequal, the antesepalous ones 1-1.3 mm long, filament glabrous, sublinear, subulate at apex, anther broadly ellipsoid, 0.3-0.4 mm long, dorsifixed, introrse; disc intrastaminal, glabrous, broadly flattened, 8-crenulate; gynoecium 4-loculate, 4-carpellate, 0.5-0.7 mm long, carpels partially embedded in the disc, connate in proximal 1/4 and joined apically in the style, ovary pubescent, placentation axile, ovules 2 per locule, collateral, style straight, glabrous, composed of 4 coherent stylar elements, 0.2-0.4 mm long, stigma capitellate, 4-lobed. Fruit of 1-4 follicles, abortive carpels, if any, persistent; follicles connate in proximal 1/4, divaricate, broadly compressed-ellipsoid, 4-4.5 mm long, exocarp brown, dry, wrinkled, glabrate, endocarp cartilaginous, adnate at least dorsally. Seeds 1 or rarely 2 per follicle, compressed-ellipsoid, about 3 mm long, persistent after dehiscence; testa dull, brown to blackish, minutely granulate, rather thin and brittle, with inner layer of dense, black sclerenchyma; endosperm copious; embryo straight, cotyledons flattened, elliptic.—Fig. 4.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY.—Moluccas (Halmahera), New Guinea, and New Britain (Fig. 5); primary and secondary rain forest; near sea level to 1800 m.

SELECTED SPECIMENS EXAMINED.—MOLUCCAS: *Pleyte 340*, Halmahera, Gunung Sembilan, 600 m, 29 Sep. 1951, fl. (A, K, L). NEW GUINEA.—Division Vogelkop: *Kalkman BW 6274*, Beriat, about 12 km S of Teminaboean, 10 m, 23 Apr. 1958, fr. (A, CANB); *Koster BW 1480*, Salawati Island, Kaloal, 8 m, 19 Oct. 1956, galled fr. (CANB, L); *BW 11788*, Oemboei, near Andai, 30 m, 13 Nov. 1961, fl. (CANB, L, LAE); *Mangold BW 2259*, Onderaf. Ransiki, Lehoema, 1800 m, 12 Feb. 1957 (L, LAE); *Menusefer BW 8179*, Noeni, 60 m, 17 May 1960, fl. (CANB, L, LAE); *Schram BW 7614*, Wariki, about 50 km W of Manokwari, 5-10 m, 6 Aug. 1958, fl. (CANB, L).—Division Geelvink Bay: *Aër & Idjan* (*Exped. van Dijk*) *692*, Japen Island, Sei Papoma, 24 Aug. 1939, fr. (BO, L); *Koster BW 11127*, Japen Island, Samberbaba, 8 m, 7 July 1961, fl. (A, L, LAE); *BW 15510*, Mios Num Island, 10 m, 4 Aug. 1962 (L); *Kostermans & Soegeng 888*, Biak Island, Parieri, 50 m, 10 Sep. 1966, galled fr. (CANB, L); *Moll BW 9645*, Biak Island, Mansforbo, 40 m, 20 Nov. 1959, fr. (CANB, LAE, SING).—Division Jayapura: *Kostermans & Soegeng 83*, Hollandia, 100 m, 29 July 1966, fr. (CANB, L); *152*, Hollandia, 100 m, 4 Aug. 1966, fl. (CANB, L); *van Royen & Sleumer 6349*, Dozai-Dafonsero path, 450 m, 1 Aug. 1961 (L).—Division Fak Fak: *Versteegh BW 7598*, Genofa Mt., 1000 m, 26 Aug. 1960 (L, LAE).—Western Province: *Pullen 7313*, upper Fly River 2 miles N of Kiunga, 300 ft., 14 Sep. 1967, galled fr. (CANB, L).—Morobe Province: *Sayers NGF 21546*, Bugaiau, 4000 ft., 6 Jan. 1965, fl. (CANB).—Central Province: *Brass 3915*, Ononge road, Dieni, 500 m, Apr.-May 1933, fl., galled fr. (A, BO, L, NY, UC, US).—New Britain: *Croft & Katik NGF 15593*, Mt. Klangal, 25 miles NNE of Gasmata, 800 m, 16 May 1973, fl. (BISH, CANB, LAE); *Frodin NGF 26910*, Mt. Tangi, 3000 ft., 30 May 1966, fl. (A, CANB).

Perryodendron is characterized mainly by its opposite, 1-foliolate leaves, bisexual flowers, 4-merous calyx and corolla, 8-staminate androecium, broadly flattened disc, subapocarpous, 4-carpellate gynoecium, follicular fruit, adnate endocarp, exalate seeds, and dull, rather thin, brittle testa with inner layer of dense, black sclerenchyma.

Tetractomia Hook. f., which ranges from Sumatra and the Malay Peninsula eastward to the Solomon Islands (see HARTLEY 1979), is quite clearly the closest relative of *Perryodendron*, sharing with it a number of features including opposite, 1-foliolate leaves, bisexual, 4-merous flowers with broadly flattened disc, and follicular fruit with adnate endocarp. Unlike *Perryodendron*, among other differences, its testa is winged and is much thinner (but nevertheless has a sclerotesta, except in the wing) and its androecium is composed of 4 stamens alternating with 4 staminodes.

PITAVIASTER T.G. Hartley, **gen. nov.**

Frutex vel arbor, trichomatibus simplicibus; foliis oppositis, 1-foliolatis; petiolo plerumque distaliter tumido;

petiolulo obsoleto; foliolii lamina pellucido-punctata, integra, pinnatinervi; inflorescentiis thyrsiformibus, axillaribus; floribus actinomorphis, bisexualibus; sepalis 4, basi vel usque 1/3 longitudine connatis, in fructu persistentibus; petalis 4, distinctis, valvatis, adaxialiter apice uncinatis, in fructu deciduis; staminibus 4, distinctis, filamento sublineari, apice subulato, anthera ovoidea usque ellipsoidea, dorsifixa, introrsa; disco intrastaminali, annulari; gyneocio 4-loculato, 4-carpellato, carpellis apice a stylo junctis, aliter distinctis, placentatione axiali, ovulis in quoque loculo 2, collateralibus, stylo recto, filiis 4 cohaerentibus constauto, stigmate punctiformi, postremo inconspicue 4-partito; fructu drupaceo, 1-carpellato (carpellis abortivis deciduis), 1-seminalis, ovoideo usque ellipsoideo, 15-20 mm longo, exocarpio nigro, carnoso, mesocarpio ligneo, endocarpio cartilagineo; semine ovoi-

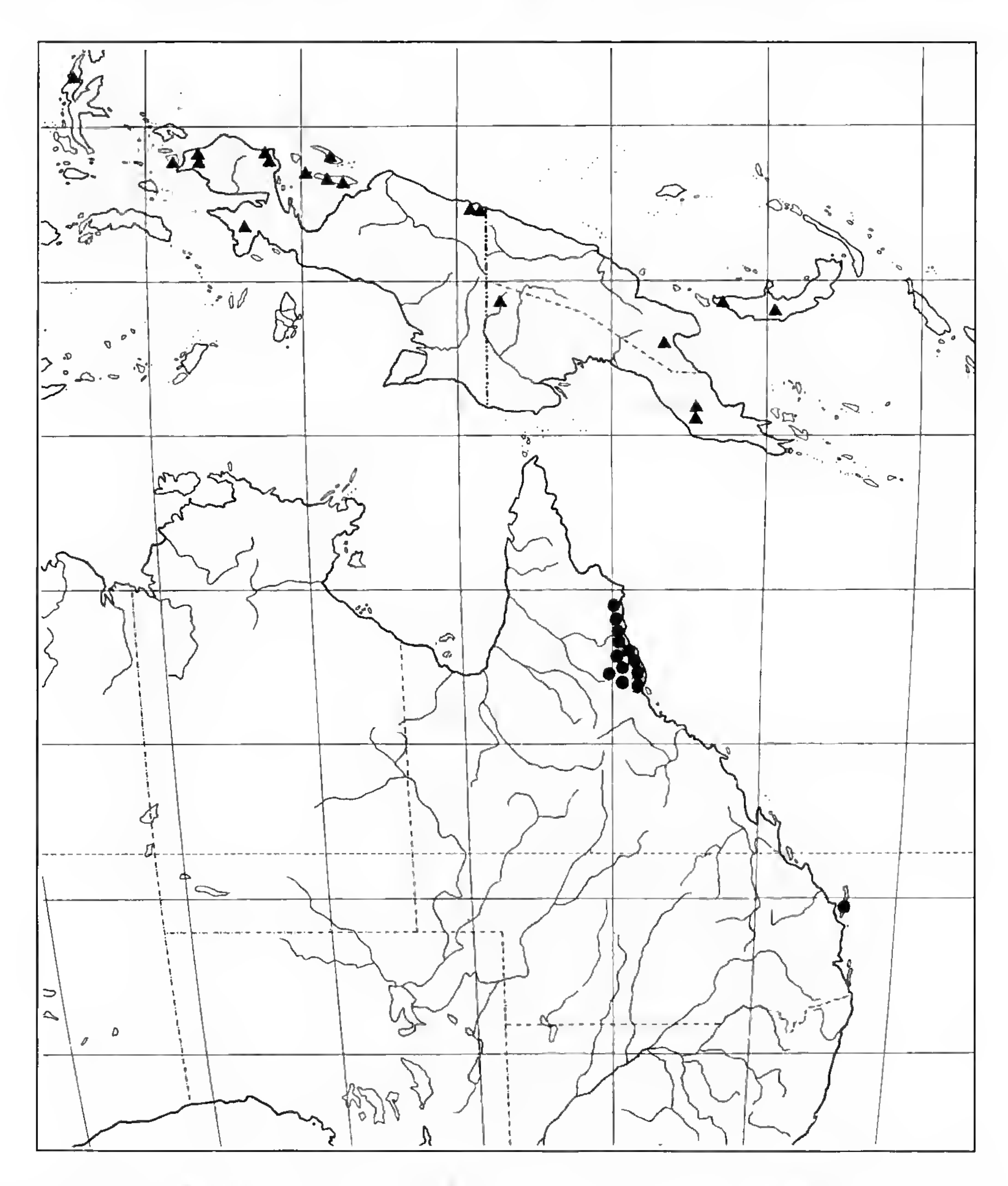


Fig. 5.—Distributions of ***Perryodendron parviflorum*** (C.T. White) T.G. Hartley (triangles) and ***Pitaviaster haplophyllus*** (F. Muell.) T.G. Hartley (dots).

deo, 8-10 mm longo; testa tenuissima et fragili, parte interior nigra, sclerenchymata; endospermio copioso; embryone recta, cotyledonibus complanatis, ovatis.

TYPE.—*Pitaviaster haplophyllus* (F. Muell.) T.G. Hartley (= *Euodia haplophylla* F. Muell.).

ETYMOLOGY.—From *Pitavia* and the Latin suffix *-aster*, incomplete resemblance, referring to the state of similarity to that genus.

Pitaviaster haplophyllus (F. Muell.) T.G. Hartley, **comb. nov.**

Euodia haplophylla F. Muell., Fragm. 5: 179 (1866).—*Acronychia haplophylla* (F. Muell.) Engl. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. III. 4: 180 (1896).—Type: *Dallachy s.n.*, Australia, Queensland, North Kennedy District, in montibus litoralibus apud sinum Rockingham Bay, 17 Nov. 1865, fl. (holo-, MEL!).
Acronychia tetrandra F. Muell., Fragm. 9: 104 (1875).—*Jambolifera tetrandra* (F. Muell.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 102 (1891); nom. illeg. superfluous.

Shrub or tree 2.5-13 m high trichomes simple. Young branchlets like the petioles nearly glabrous or transiently strigillose; terminal bud appressed-pubescent or sericeous-pubescent. Leaves opposite, 1-foliolate, 9-26 cm long; petiole usually swollen distally, 1-3 cm long; petiolule obsolete; leaflet blade chartaceous or subcoriaceous, glabrous or nearly so (or rarely sparsely pubescent below), pellucid-dotted, pinnately veined, elliptic to obovate, or narrowly so, 8-23 × 3-9 cm, base acute to attenuate, margin entire, apex acuminate or sometimes acute. Inflorescences thyrsiform, axillary, nearly glabrous to strigillose, several- or many-flowered, 2.5-14 cm long, pedicels 2.5-4.5 mm long. Flowers actinomorphic, bisexual; sepals 4, connate at base or up to 1/3 their length, puberulent, ovate-triangular, 0.8-1 mm long, persistent in fruit; petals 4, white to yellow, distinct, valvate, puberulent abaxially, sericeous-pubescent adaxially at least at middle, ovate to elliptic, 2-2.5 mm long, hooked adaxially at apex, deciduous in fruit; stamens 4, distinct, about 3/4 as long as petals, filament sparsely pilosulose, sublinear, subulate at apex, anther ovoid to ellipsoid, 0.6-1 mm long, dorsifixed, introrse; disc intrastaminal, glabrous, annular; gynoecium 4-loculate, 4-carpellate, 1-1.2 mm long, carpels joined apically in the style, otherwise distinct, ovary hirsutulous or pilosulose, placentation axile, ovules 2 per locule, collateral, style straight, glabrous, composed of 4 coherent stylar elements, 0.6-0.8 mm long, stigma punctiform, finally becoming inconspicuously 4-parted. Fruit a 1-seeded, 1-carpellate drupe (3 of the 4 carpels abortive and deciduous), ovoid to ellipsoid, 15-20 mm long, exocarp black, fleshy, glabrous, mesocarp woody, endocarp cartilaginous. Seed ovoid, 8-10 mm long; testa black or brownish black, very thin and fragile, with inner layer of dense, black sclerenchyma; endosperm copious; embryo straight, cotyledons flattened, ovate.—Fig. 6.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY.—Northeastern Queensland and a single station in southeastern Queensland (Fig. 5); rain forest and borders; near sea level to 1100 m.

SELECTED SPECIMENS EXAMINED.—AUSTRALIA, QUEENSLAND.—Cook District: *Blake 9771*, foot of Mt. Bartle Frere, Josephine Creek, 60-90 m, 2 Oct. 1935, fl., fr. (CANB); *15023*, Babinda, 300-400 ft., 25 July 1943, fl., fr. (BRI, MEL); *15206*, Boonjie, 2300-2400 ft., 25 Aug. 1943, fl., fr. (A, BRI, MEL); *Brass 20254*, Annan River, upper Parrot Creek, 500 m, 15 Sep. 1948, fl. (BRI, CANB); *33930*, Mt. Lewis, 3500 ft., 3 Nov. 1968, fl. (QRS); *Gray 1275*, State Forest Reserve 933, Little Pine logging area, 100 m, 8 Feb. 1979, fr. (CANB); *Hartley & Hyland 14095*, Keoughs, Scrub, Heberton, 20 Nov. 1973, fl., fr. (CANB); *Henry Nth Qld. Herb. 3855*, Millaa Millaa, 25 Sep. 1937, fl. (QRS); *Hyland 7789*, State Forest Reserve 191, Barron, 800 m, 14 Oct. 1974, fr., seedlings (QRS); *Irvine 1573*, 1 mile N of Crater National Park, 920 m, 10 Sep. 1975, fl. (CANB); *W.T. Jones 1319*, Little Mulgrave River, 19 Aug. 1959, fl. (CANB); *Kajewski 1153*, Gadgarra Reserve, 800 m, 27 July 1929, fl., fr. (A, BRI, K, NY); *1236*, Boonjie, 700 m, 28 Sep. 1929, fl. (A, BRI, NY); *Ladbrook 48*, Johnstone River, Oct. 1917, fr. (BRI); *Michael 397*, Innisfail, fl. (BRI); *Moriarty 1127*, Boonjie, 760 m, 6 Sep. 1972, fl., fr. (CANB); *1959*, State Forest Reserve 755, North Johnstone logging area, 520 m, 3 Mar. 1976, fl. (CANB); *Risley 116*, Reserve 310, Swipers logging area, 600 m, 2 Oct. 1973, fl. (QRS); *Rudder 3651*, State Forest Reserve 10, 15 miles E of Atherton, 600 m, 30 Dec. 1965, fr. (L); *Sanderson 506*, Mt. Lewis, North Mary logging area, 1000 m, 16 Oct. 1973, fl. (QRS); *Sayer 109*,

Russell River, 1886, fl., fr. (MEL); *Schodde 4182*, Forest Reserve 99, Herberton Range, 3000 ft., 12 Oct. 1964, fl. (AD, CANB); *L.S. Smith 12061*, Lock Creek about 14 miles SE of Mareeba, 1700 ft., 20 Oct. 1962, fl. (CANB); *Thorne 20711*, Palmerston National Park, 22 Apr. 1959, fl. (CANB); *Webb 868*, Malanda, 26 Aug. 1945, fl. (CANB); *C.T. White 10690*, Mt. Spurgeon, Sep. 1936, fl. (A, BM, BRI);

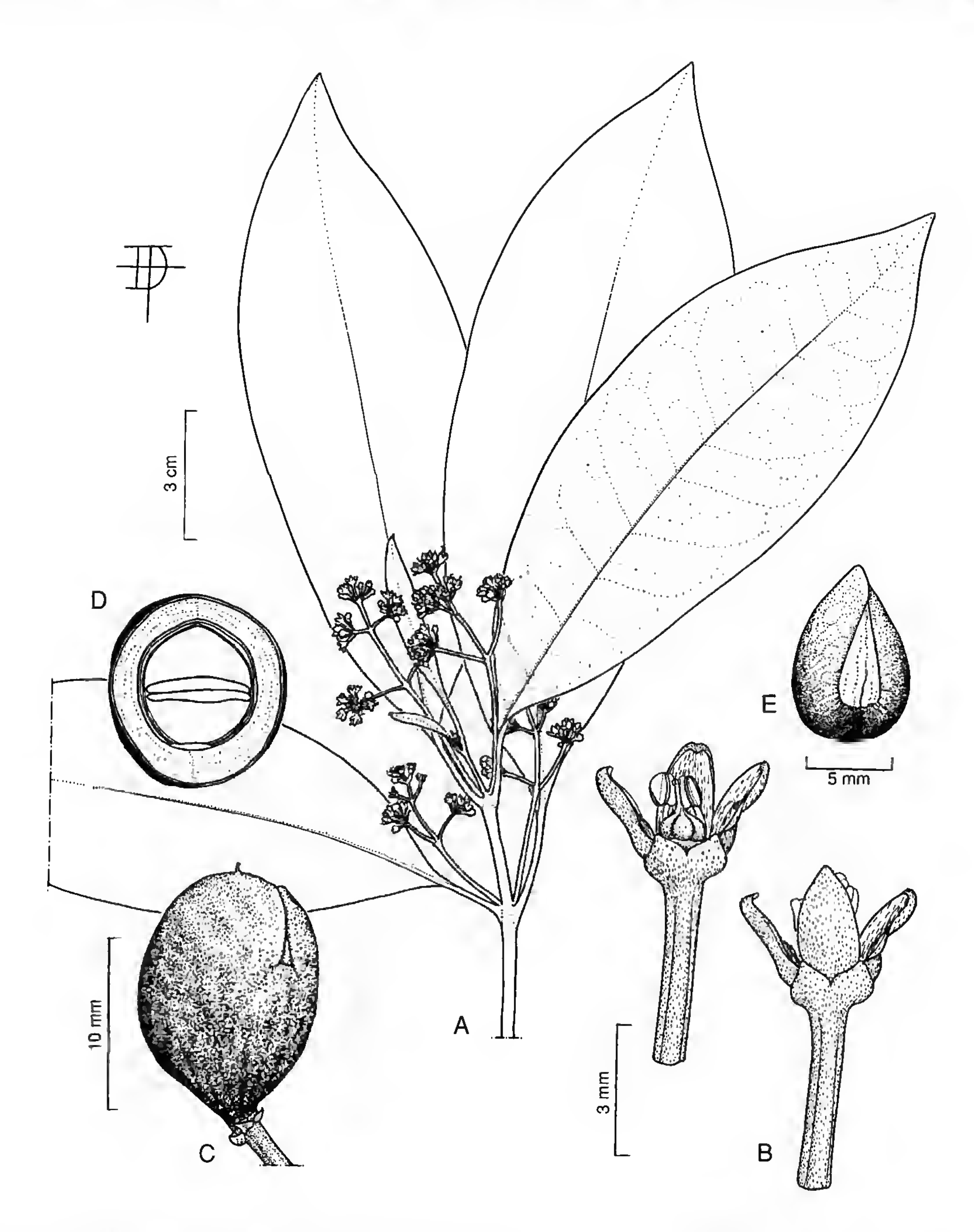


Fig. 6.—***Pitaviaster haplophyllus*** (F. Muell.) T.G. Hartley: **A**, flowering branchlet; **B**, flowers; **C**, fruit; **D**, transverse section of fruit; **E**, seed. (A, *Risley 116*, B, *Schodde 4182*; C-E, *Rudder 3651*).

11684, Etty Bay, 7 Dec. 1941 (A, BRI).—North Kennedy District: *Blake 9892*, E of Ravenshoe, 990 m, 14 Oct. 1935, fl. (BRI); *Dallachy s.n.*, Rockingham Bay, fl., fr. (BM, BRI, CANB, GH, K, L, W); *Dockrill 1270*, State Forest Reserve 251, Charmillin logging area, 750 m, 29 Sep. 1976, fl. (CANB).—Wide Bay District: *Williams s.n.*, Fraser Island, 1 km SE of Lake Allom, 29 Aug. 1986, fr. (CANB).

Pitaviaster is characterized mainly by its simple trichomes, opposite, 1-foliolate leaves, bisexual flowers, 4-merous calyx and corolla, 4-staminate androecium, 4-carpellate gynoecium in which the carpels are joined only in the style, punctiform stigma, comparatively large, black, fleshy, drupaceous, 1-carpellate fruit in which the three abortive carpels are deciduous, thin, fragile testa with inner layer of dense, black sclerenchyma, copious endosperm, and flattened, ovate cotyledons.

Acronychia J.R. & G. Forst., which ranges from eastern Australia and New Caledonia northward to Taiwan and the Himalayas (see HARTLEY 1974, 1991), appears to be the nearest relative of *Pitaviaster*, sharing with it a number of characteristics including simple trichomes, opposite, 1-foliolate leaves, bisexual flowers, 4-merous calyx and corolla, 4-carpellate gynoecium, punctiform stigma, fleshy, drupaceous fruit, testa with inner layer of dense, black sclerenchyma, copious endosperm, and flattened, ovate cotyledons. Unlike *Pitaviaster*, among other differences, its androecium is 8-staminate, its carpels are connate at base or up to their full length, its fruit is practically always 4-carpellate (it is apparently never 1-carpellate, and any carpels that are abortive are persistent), and its testa, particularly the sclerotesta, is much thicker.

The rutaceous genus *Pitavia* Molina, which is monotypic and endemic to Chile, is similar to *Pitaviaster* in general appearance, having opposite or whorled, simple leaves, axillary inflorescences, rather small, 4-merous flowers, and fruit composed of 1-4 fleshy, apocarpous drupes 15-20 mm long. Unlike *Pitaviaster*, among other differences, it has functionally unisexual, 8-staminate flowers, gland-tipped carpels, a thick, fleshy testa, scant endosperm, and plano-convex cotyledons.

CROSSOSPERMA T.G. Hartley, gen. nov.

Arbores apparenter dioeciae, trichomatibus simplicibus; foliis oppositis, digitate 3- vel 5-foliolatis (foliolis infimis in foliis 5-foliolatis redactis), saltem foliolo terminali petiolulato; foliolorum laminis pellucido-punctatis, integris, pinnatinervibus; inflorescentiis thyrsiformibus, axillaribus, ramigeris, vel cauligeris; floribus actinomorphis, functionaliter unisexualibus; sepalis 4, basi vel usque 1/2 longitudine connatis, in fructu deciduis; petalis 4, distinctis, imbricatis, in fructu deciduis; staminibus (in floribus ♀ aliquantum redactis) 8, distinctis, alternatim inaequalibus, filamento sublineari, apice subulato usque filiformi, anthera ovoidea (in floribus ♀ complanata), dorsifixa, introrsa; disco intrastaminali, in floribus ♂ anguste ovoideo usque ellipsoideo, in floribus ♀ (ubi cognito) dolliformi; gynoecio omnino syncarpo, stipitato, in floribus ♂ magnopere redacto, in floribus ♀ (ubi cognito) 4-loculato, 4-carpellato, late stipitato, ovario inconspicue 4-lobato, ambitu suborbiculari, placentatione axiali, ovulis in quoque loculo 1, stigmate subsessili, late peltato, complanato, 4-lobato, lobis emarginatis; fructu valde aromatico, drupacea, omnino syncarpo, 4- usque 8-loculato, late stipitato, epicarpio carnoso, endocarpio tenuiter cartilagineo, 4-8 pyrenis lateraliter complanatis 2-valvis formani; seminibus in quoque loculo 1 vel interdum 2, lateraliter complanatis, asymmetrice obovato-triangularibus; testa rubiginosa, tenui, carnosa, dorsaliter margine fimbriato-alatis, ala usque 2.5 mm lata; endospermio obsoleto; embryone recto, cotyledonibus complanatis, asymmetrice et late ovatis.

TYPE.—*Crossosperma cauliflora* T.G. Hartley.

Trees, apparently dioecious, trichomes simple. Leaves opposite, digitately 3- or 5-foliolate (lowermost leaflets reduced in 5-foliolate leaves), at least the terminal leaflet petiolulate; leaflet blades pellucid-dotted, entire, pinnately veined. Inflorescences thyrsiform, axillary, ramigerous, or cauligerous. Flowers actinomorphic, functionally unisexual; sepals 4, connate at base or up to 1/2 their length, deciduous in fruit; petals 4, distinct, imbricate, deciduous in fruit; stamens (in ♀ flowers somewhat reduced) 8, distinct, alternately unequal, filament sublinear, subulate to filiform at apex, anther ovoid (flattened in ♀ flowers), dorsifixed, introrse; disc intrastaminal, in ♂ flowers narrowly ovoid to ellipsoid, in ♀ flowers (as far as known) barrel-shaped; gynoecium completely syncarpous, stipitate, in ♂ flowers greatly reduced, in ♀ flowers (as far as known) 4-loculate, 4-carpellate, broadly stipitate, ovary inconspicuously 4-lobed, suborbicular in outline, placentation axile, ovules

1 per locule, stigma subsessile, broadly peltate, flattened, 4-lobed, the lobes emarginate. Fruit a strongly aromatic, completely syncarpous, broadly stipitate, 4- to 8-loculate drupe, epicarp fleshy, endocarp thinly cartilaginous, forming 4-8 laterally flattened, 2-valved pyrenes. Seeds 1 or sometimes 2 per locule, laterally flattened, asymmetrically obovate-triangular; testa reddish brown, thin, fleshy, fimbriate-winged at dorsal margin, the wing up to 2.5 mm wide; endosperm obsolete; embryo straight, cotyledons flattened, asymmetrically and broadly ovate.

ETYMOLOGY.—From the Greek *krossos*, fringe, and *sperma*, seed, referring to the fimbriate-winged seed.

Functionally carpellate flowers are not known for *Crossosperma velutina* (Guillaumin) T.G. Hartley. This represents a rather major gap in our knowledge of the genus because they certainly would not have the consistently 4-loculate, 4-carpellate, 4-ovulate functional gynoecium seen in *C. cauliflora*. This is evident in the fruit of *C. velutina*, which, unlike the consistently 4-loculate, 4-seeded drupe seen in *C. cauliflora*, is 4- to 8-loculate with 1 or sometimes 2 seeds per locule. The structure of the functionally staminate flowers of *C. velutina* seemingly has little to offer toward a resolution of this problem. The rudimentary ovary, which is minute, was found to have 4 or 5 locules in a few of the flowers examined (in most of the flowers there were no carpellary locules), but in none of the locules were rudimentary ovules visible.

As far as known, *Crossosperma* is characterized mainly by its opposite, digitately compound leaves, non-terminal inflorescences, functionally unisexual flowers, 4-merous calyx and corolla, 8-merous androecium, 1-ovulate carpels, broadly peltate stigma, strongly aromatic, fleshy, syncarpous, drupaceous, broadly stipitate fruit with thinly cartilaginous pyrenes, and flattened seeds with fleshy, fimbriate-winged testa, obsolete endosperm, and broad, flattened cotyledons. Also diagnostic is a condition seen in the functionally staminate flowers in which the stipitate rudimentary gynoecium is subtended by a narrowly ovoid to ellipsoid disc.

The most exceptional feature of the genus is its combination of indehiscent fruit and winged seeds. Elsewhere in the Rutaceae this condition is apparently known only in the Malesian genus *Monanthocitrus* Tanaka (see STONE & JONES 1988; STONE 1985; SWINGLE 1967), which in having armed branchlets, alternate leaves, and pluriovulate carpels is not a close relative of *Crossosperma*.

The seeds of *Crossosperma* are tightly contained in flattened, 2-valved pyrenes. Although the winged testa is suggestive of specialization for wind dispersal, it is probably nothing more than a manifestation of the seed's growth within the narrow confines of the pyrene. There is no evidence that it has its origin in a wind-dispersed ancestor. The only rutaceous genera known to have winged, wind-dispersed seeds are *Flindersia* R. Br., which occurs in Australia, New Caledonia, New Guinea, and the Moluccas, *Chloroxylon* DC. (southern India, Ceylon, and Madagascar), *Dictyoloma* A. Juss. (South America), and *Tetractomia* Hook. f. (Malesia), and they are not close relatives of *Crossosperma*. Among other differences (in addition to their dehiscent fruit), *Flindersia*, *Chloroxylon*, and *Dictyoloma* tend to have alternate, pinnately compound leaves (bipinnate in *Dictyoloma*), and their carpels are 4- to 8-ovulate (or sometimes 2-ovulate in *Flindersia*), and *Tetractomia* has 1-foliolate leaves, bisexual flowers, a flattened disc, and seeds with a sclerotesta. Data are from the literature for *Chloroxylon* (CAPURON 1961, 1967) and *Dictyoloma* (ENGLER 1931).

Seemingly the closest relative of *Crossosperma*—although it differs markedly in having pinnately compound leaves, terminal inflorescences, a 5-merous calyx, corolla, and androecium, only slightly flattened seeds with sclerenchymatous, exalate testa and somewhat copious endosperm—is the eastern Asian genus *Phellodendron* Rupr. Among other features, it is similar to *Crossosperma* in having opposite leaves, functionally unisexual flowers, 1-ovulate carpels, a broadly peltate functional stigma, a stipitate rudimentary gynoecium subtended by a ± columnar disc, strongly aromatic, fleshy, syncarpous, drupaceous, short-stipitate fruit with thinly cartilaginous pyrenes, and seeds with flattened cotyledons.

Key to the species of *Crossosperma*

1. Inflorescences ramigerous or cauligerous; gynoecium and fruit glabrous .... 1. **C. cauliflora**
1'. Inflorescences axillary; gynoecium (as far as known) pubescent; fruit with at least sparse, minute trichomes toward base .... 2. **C. velutina**

1. Crossosperma cauliflora T.G. Hartley, **sp. nov.**

Arbor 6-8 m alta; ramulis novellis puberulis; gemma terminali velutina; foliis 5-foliolatis, 40-47 cm longis; petiolo adaxialiter saltem basi versus puberulo, aliter glabro, 14-16 cm longo; petiolulo terminali 30-35 mm longo; foliolorum laminis coriaceis, glabris vel subtus in costa sparse puberulis, obovatis, in foliolo terminali 22-28 × 12-13 cm, basi in foliolis lateralibus acutis usque attenuatis, in foliolo terminali attenuatis, apice rotundatis usque anguste obtusis vel subacutis; inflorescentiis ramigeris vel cauligeris, pluri- vel multifloris, 3-7 cm longis, axe et ramis puberulis vel sparse puberulis, pedicellis fere glabris vel sparse puberulis, 1-1.5 mm longis; floribus ♂ vel ♀; sepalis basi vel usque 1/2 longitudine connatis, glabris vel fere glabris, 0.8-1 mm longis, parte libra ovata vel ovato-triangulari; petalis albis, glabris vel abaxialiter in 1/2 proximali sparse strigillosis, ellipticis, ca. 3 mm longis; filamentis staminum margine et adaxialiter in 1/2-3/4 proximali pilosulosis; staminibus antesepalis in floribus ♂ 3-3.5 mm longis (in floribus ♀ ca. 2.5 mm longis), anthera ca. 0.5 mm longa (in floribus ♀ ca. 0.4 mm longa); disco glabro, in floribus ♂ ca. 1 mm longo, in floribus ♀ ca. 0.5 mm longo; gynoecio glabro, in floribus ♂ stipite ca. 0.8 mm longo, ovario ca. 0.3 mm diam., stigmate ca. 0.15 mm lato, in floribus ♀ stipite ca. 0.3 mm longo, ovario ca. 1.5 mm diam., stigmate ca. 2 mm lato; fructu 4-loculato, rubello, glabro, tetragono, ambitu suborbiculari, ca. 30 mm diam. (stipite ca. 5 mm longo excepto) seminibus in quoque loculo 1, ca. 15 × 10 mm.

TYPE.—*MacKee 26830*, Nouvelle-Calédonie, Ponérihouen, pente est du Mt. Aoupinié, 500-600 m, 21 June 1973, fr. (holo-, P!; iso-, NOU, P).

Tree 6-8 m high. Young branchlets puberulent; terminal bud velutinous. Leaves 5-foliolate, 40-47 cm long; petiole puberulent adaxially at least toward base, otherwise glabrous, 14-16 cm long; terminal petiolule 30-35 mm long; leaflet blades coriaceous, sparsely puberulent on midrib below or glabrous, obovate, in terminal leaflet 22-28 × 12-13 cm, base in lateral leaflets acute to attenuate, in terminal leaflet attenuate, apex rounded to narrowly obtuse or subacute. Inflorescences ramigerous or cauligerous, several- or many-flowered, 3-7 cm long, axis and branches puberulent or sparsely so, pedicels nearly glabrous or sparsely puberulent, 1-1.5 mm long. Flowers ♂ or ♀; sepals connate at base or up to 1/2 their length, glabrous or nearly so, 0.8-1 mm long, the free portion ovate or ovate-triangular; petals white, sparsely strigillose in proximal 1/2 adaxially or glabrous, elliptic, about 3 mm long; staminal filaments pilosulose in proximal 1/2-3/4 at margin and adaxially; antesepalous stamens in ♂ flowers 3-3.5 mm long (about 2.5 mm long in ♀ flowers), anther about 0.5 mm long (about 0.4 mm long in ♀ flowers); disc glabrous, in ♂ flowers about 1 mm long, in ♀ flowers about 0.5 mm long; gynoecium glabrous, in ♂ flowers the stipe about 0.8 mm long, the ovary about 0.3 mm diam., the stigma about 0.15 mm wide, in ♀ flowers the stipe about 0.3 mm long, the ovary about 1.5 mm diam., the stigma about 2 mm wide. Fruit 4-loculate, reddish, glabrous, 4-angled, suborbicular in outline, about 30 mm diam. (stipe about 5 mm long excepted). Seeds 1 per locule, about 15 × 10 mm.—Fig. 7E,F.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY.—Known only from the type locality, in central New Caledonia (Fig. 8); rain forest from 500 to 600 m; on soil derived from graywacke.

ADDITIONAL SPECIMENS EXAMINED (both from the type locality).—*MacKee 26612*, 500-600 m, 27 Apr. 1973, fl. ♂ (P); *31222*, 550 m, 10 May 1976, fl. ♀, young fr. (CANB).

Crossosperma cauliflora is characterized mainly by its ramigerous or cauligerous inflorescences, its 4-loculate fruit, and its glabrous disc, gynoecium, and fruit.

In the specimens at hand the branchlets have been cut in such a way that the leaf arrangement cannot be determined. This problem was resolved by Madame Christiane TIREL, who examined the duplicates housed at P and reported (in litt.) that in *MacKee 26830* and *31222* the arrangement is shown to be opposite.

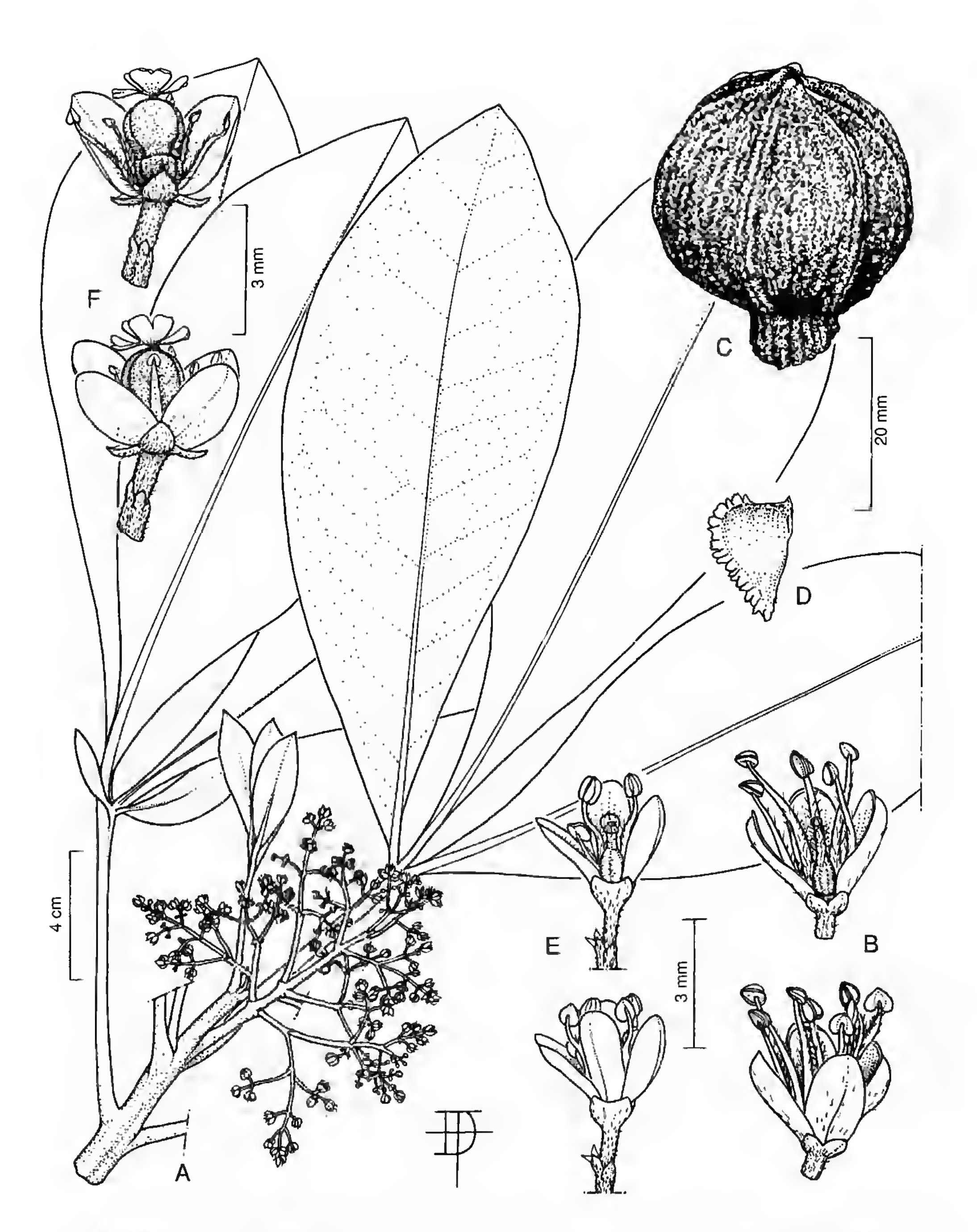


Fig. 7.—***Crossosperma velutina*** (Guillaumin) T.G. Hartley: **A**, flowering branchlet; **B**, functionally staminate flowers; **C**, fruit; **D**, seed.—***Crossosperma cauliflora*** T.G. Hartley: **E**, functionally staminate flowers; **F**, functionally carpellate flowers. (A, B, *McPherson 5821*; C, D, *MacKee 32612*; E, *MacKee 26612*; F, *MacKee 31222*).

2. Crossosperma velutina (Guillaumin) T.G. Hartley, **comb. nov.**

Melicope velutina Guillaumin, Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. B, Bot. 8: 68 (1957).—Type: *Baumann-Bodenheim 15267*, Nouvelle-Calédonie, Mois de Mai, 350 m, 16 Aug. 1951, bud ♂ (holo-, P!; iso-, L!, NY!).

Tree 3-15 m high. Young branchlets and terminal bud velutinous. Leaves 3- or 5-foliolate, 16-56 cm long; petiole velutinous at least adaxially toward base, 5.5-17 cm long; terminal petiolule 8-35 mm long; leaflet blades coriaceous, nearly glabrous or velutinous (at least on midrib) below, glabrous or with puberulent to short-velutinous midrib above, obovate or oblanceolate (in reduced leaflets sometimes elliptic), in terminal leaflet 10-35 × 3.5-15 cm, the base in lateral leaflets acute to attenuate, often inequilateral, in terminal leaflet narrowly cuneate to attenuate, apex acute or sometimes rounded, emarginate, obtuse, or subacuminate. Inflorescences axillary, many-flowered, 9-13 cm long, axis and branches puberulent or short-velutinous, pedicels puberulent or sparsely so, 0.6-1.5 mm long. Flowers ♂: sepals connate at base or up to 1/2 their length, sparsely puberulent, 0.6-1 mm long, the free portion ovate-triangular or triangular; petals white, nearly glabrous or sparsely puberulent abaxially, glabrous adaxially, elliptic, about 3 mm long; staminal filaments pilose in proximal 1/2-3/4, especially adaxially; antesepalous stamens 3-4 mm long, anther 0.6-0.8 mm long; disc pubescent distally, otherwise glabrous, 1-1.5 mm long; rudimentary gynoecium pubescent, stipe 0.6-1 mm long, ovary about 0.15 mm diam., stigma about 0.15 mm wide. Fruit 4- to 8-loculate, yellow, sparsely pubescent or with at least sparse, minute trichomes toward base, 4- to 8-angled, suborbicular in outline, 20-35 mm diam. (stipe 6-10 mm long excepted). Seeds 1 or sometimes 2 per locule, 11-15 × 8-10 mm.—Fig. 7A-D.

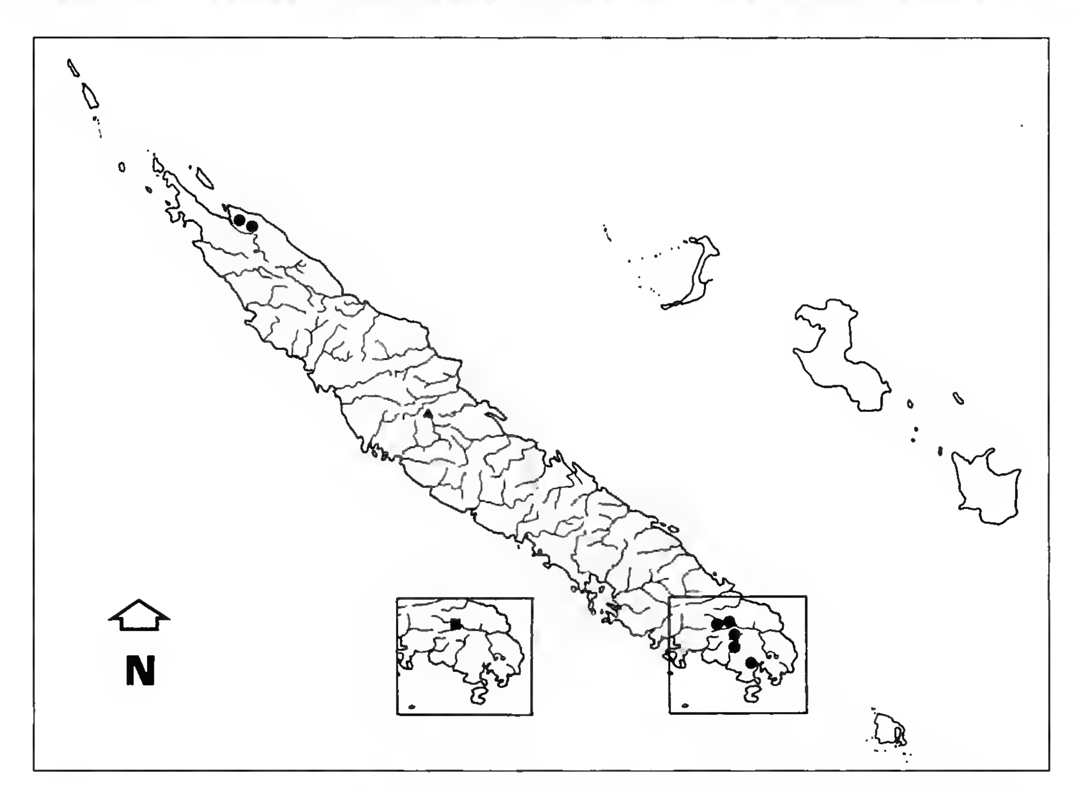


Fig. 8.—Distributions of ***Crossosperma cauliflora*** T.G. Hartley (triangle), ***C. velutina*** (Guillaumin) T.G. Hartley (dots), and ***Dutailliopsis gordonii*** T.G. Hartley (square).

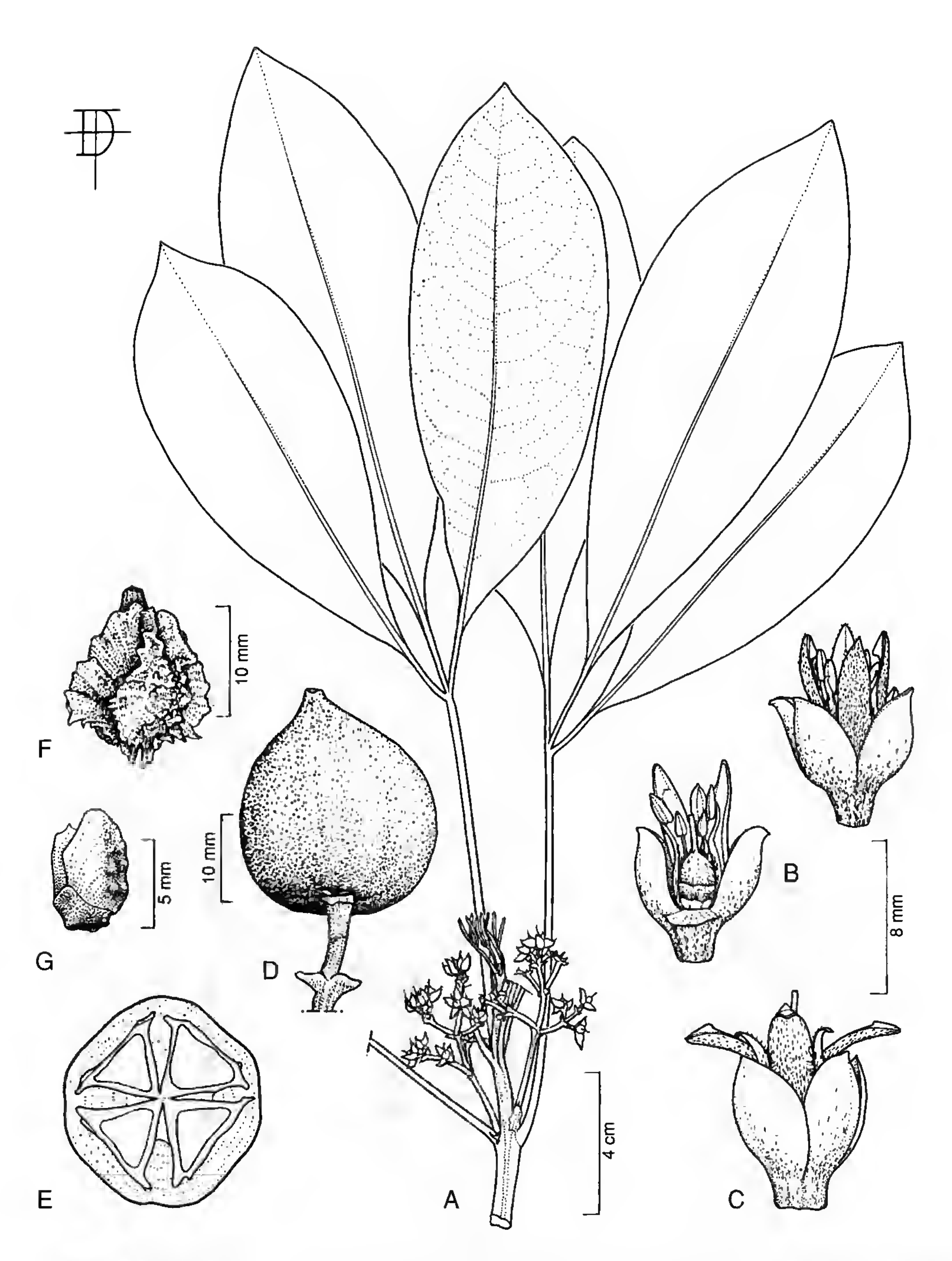


Fig. 9.—***Dutailliopsis gordonii*** T.G. Hartley: **A**, flowering branchlet; **B**, flowers at anthesis; **C**, post-anthesis flower; **D**, fruit; **E**, transverse section of fruit showing endocarp; **F**, outer surface of endocarp; **G**, seed. (A-C, *Veillon 5993*; D-G, *McPherson 5844*).

DISTRIBUTION AND ECOLOGY.—Disjunct between northern and southern New Caledonia (Fig. 8); rain forest from 150 to 700 m; on ultrabasic soil except in the north.

ADDITIONAL SPECIMENS EXAMINED.—NEW CALEDONIA: *MacKee 32612*, Riv. Bleue, 150 m, 9 Jan. 1977, fr. (CANB); *McPherson 4194*, below Mandjélia, 600 m, 23 Sep. 1981, fr. (CANB); *4474*, Riv. Bleue, 150 m, 15 Dec. 1981, fr. (CANB); *5821*, valley of Riv. des Pirogues, 350 m, 4 Oct. 1983, fl. ♂ (CANB); *6576*, Mandjélia, 600-700 m, 12 May 1984, fl. ♂ (CANB); *Nothis 571*, Ouégoa, Forêt du Bonhomme, 9 Aug. 1967, fr. (NOU); *Rigault* (leg. *Dagostini & Favier*) *40*, Riv. Bleue, 8 Sep. 1992, fl. ♂ (CANB); *Veillon 2031*, Riv. Bleue, 150 m, 12 Sep. 1969, fl. ♂ (CANB, NOU); *4400*, Riv. Bleue, 200 m, 27 Aug. 1980, bud ♂ (CANB); *4406*, Forêt Nord, 200 m, 21 Jan. 1981, fr. (CANB); *5364*, hte. Riv. des Pirogues, 16 Dec. 1982, fr. (CANB); *5937*, Riv. Bleue, 14 Nov. 1985, fr. (CANB).

Crossosperma velutina is characterized mainly by its axillary inflorescences, its 4- to 8-loculate fruit, and its possession of indumentum on the disc, rudimentary gynoecium, and fruit. As mentioned, its functionally carpellate flowers are unknown.

The collections from northern New Caledonia (*Nothis 571*, *McPherson 4194* and *6576*) have leaflet blades that are nearly glabrous, whereas in those from the southern part of the island the blades are velutinous below, at least on the midrib. There also appears to be a marked phenological difference, with flowering occurring in May in the north and in September-October in the south. These dissimilarities may be taxonomically significant, but on the data at hand I prefer to recognize only one taxon.

DUTAILLIOPSIS gordonii T.G. Hartley, **gen. et sp. nov.**

Arbor 8-10 m alta, trichomatibus simplicibus; ramulis novellis ut petiolis, petiolulis, et pedunculis glabris et glaucis; gemma terminali glabra; foliis oppositis, suboppositis, vel verticillatis (in quoque nodo 3), digitate 3-foliolatis, 25-42 cm longis; petiolo 10-17 cm longo; petiolulis 5-40 mm longis; foliolorum laminis subcoriaceis, glabris, pellucido-punctatis, pinnatinervibus, elliptico-obovatis, obovatis, vel oblanceolatis, 13-21 × 4-9 cm, basi attenuatis, in foliolis lateralibus inaequilateralibus, margine integris, apice acutis; inflorescentiis thyrsiformibus, axillaribus, plurifloris, 3-7 cm longis, axe glabro, ramis fere glabris usque puberulis, pedicellis appresse pubescentibus, 2.5-3 mm longis; floribus actinomorphis, bisexualibus: sepalis 4, basi connatis, glabris vel basin versus sparse pubescentibus, ovatis, ca. 5 mm longis, in fructu deciduis; petalis 4, cremeis, distinctis, valvatis, abaxialiter appresse pubescentibus, adaxialiter in 1/3 proximali sparse pubescentibus, anguste ellipticis, ca. 8 mm longis, adaxialiter apice uncinatis, recurvescentibus, in fructu deciduis; staminibus 4, distinctis, antesepalis, cum staminodiis 4 distinctis alternantibus, ca. 7 mm longis (staminodiis ca. 5 mm longis), filamento in 1/2-3/4 proximali pubescenti, sublineari, apice subulato (filamento in staminodiis idem), anthera ellipsoidea, ca. 2 mm longa, obtuse mucronata, dorsifixa, introrsa (anthera in staminodiis complanata, ca. 1 mm longa); disco intrastaminali, glabro, pulvinato, inconspicue 8-lobato, ca. 1 mm alto; gynoecio omnino syncarpo, 4-loculato, 4-carpellato, glabro, ovario conoideo, ca. 1.5 mm longo, placentatione axiali, ovulis in quoque loculo 2, superpositis, stylo recto, 2-4 mm longo, stigmate punctiformi; fructu omnino syncarpo, drupaceo, 4-loculato, flavo-aurantiaco, glabro, ovoideo usque subgloboso, ca. 25 mm longo, apice abrupte angustato, epicarpio carnoso, endocarpio duro-cartilagineo, pagine exterior manifeste serrato-alata et acute tuberculata, pagina interior foveata sed aliter laevigata; seminibus in quoque loculo 1, ± triquetris, ambitu asymmetrice ellipticis, 7-8 mm longis, asperis, in parte chalazali nigris et paulo amplificatis, aliter rubiginosis vel nigricantibus, funiculo luteo, carnoso, persistenti; testa exterior tenui, subcarnosa, testa interior crassa, nigra, sclerenchymata; endospermio copioso; embryone recta, cotyledonibus complanatis, ellipticis.

TYPE.—*McPherson 5844*, New Caledonia, Rivière Bleue Reserve, 150 m, 7 Oct. 1983, fr. (holo-, CANB!; iso-, MO, P).

Tree 8-10 m high, trichomes simple. Young branchlets like the petioles, petiolules, and peduncles glabrous and glaucous (the bloom exfoliating and usually becoming black); terminal bud glabrous. Leaves opposite, subopposite, or in whorls of 3, digitately 3-foliolate, 25-42 cm long; petiole 10-17 cm long; petiolules 5-40 mm long; leaflet blades subcoriaceous, glabrous, pellucid-dotted, pinnately veined, elliptic-obovate, obovate, or oblanceolate, 13-21 × 4-9 cm, base attenuate, inequilateral in lateral leaflets, margin entire, apex acute. Inflorescences thyrsiform, axillary, several-flowered, 3-7 cm long, axis glabrous, branches nearly glabrous to puberulent, pedicels appressed-pubescent, 2.5-3 mm long.

Flowers actinomorphic, bisexual; sepals 4, connate at base, sparsely pubescent toward base or glabrous, ovate, about 5 mm long, deciduous in fruit; petals 4, cream, distinct, valvate, appressed-pubescent abaxially, sparsely pubescent in proximal 1/3 adaxially, narrowly elliptic, about 8 mm long, hooked adaxially at apex, becoming recurved, deciduous in fruit; stamens 4, distinct, antesepalous, alternating with 4 distinct staminodes, about 7 mm long (staminodes about 5 mm long), filament pubescent in proximal 1/2-3/4, sublinear, subulate at apex (filament the same in staminodes), anther ellipsoid, about 2 mm long, obtusely mucronate, dorsifixed, introrse (anther in staminodes flattened, about 1 mm long); disc intrastaminal, glabrous, pulvinate, inconspicuously 8-lobed, about 1 mm high; gynoecium completely syncarpous, 4-loculate, 4-carpellate, glabrous, ovary conoidal, about 1.5 mm long, placentation axile, ovules 2 per locule, superposed, style straight, 2-4 mm long, stigma punctiform. Fruit a completely syncarpous, yellow-orange, 4-loculate drupe, ovoid to subglobose, about 25 mm long, apex abruptly narrowed; epicarp fleshy; endocarp hard-cartilaginous, outer surface manifestly serrate-winged and sharply tuberculate, inner surface pitted but otherwise smooth and polished. Seeds 1 per locule, ± triquetrous, asymmetrically elliptic in outline, 7-8 mm long, rough, black and somewhat enlarged at chalazal end, otherwise reddish brown or blackish, with yellow, fleshy, persistent funiculus; testa with thin, subfleshy outer layer and thick inner layer of dense, black sclerenchyma; endosperm copious; embryo straight, cotyledons flattened, elliptic.—Fig. 9.

Etymology.—From *Dutaillyea* and the Greek *opsis*, likeness, referring to the similarity to that genus. The specific epithet commemorates Gordon McPherson of Missouri Botanical Garden, who collected the type.

Distribution and ecology.—Known only from the type locality, in southern New Caledonia (Fig. 8); rain forest from 150 to 200 m; on ultrabasic soil.

Additional specimens examined.—(all from the type locality): *Veillon 5895*, 180 m, 5 Jan. 1985, bud (CANB); *5993*, 170 m, 9 Apr. 1986, fl. (CANB); *7269*, 200 m, 20 June 1990, fr. (CANB).

Dutailliopsis is characterized mainly by its simple trichomes, opposite or whorled, digitately 3-foliolate leaves, bisexual flowers, 4-merous calyx and corolla, 8-merous androecium consisting of 4 distinct stamens alternating with 4 distinct staminodes, punctiform stigma, syncarpous, drupaceous, 4-loculate fruit, and manifestly sculptured endocarp.

The endemic New Caledonian genus *Dutaillyea* Baill. (see Hartley 1984) appears to be the closest relative of *Dutailliopsis*, sharing with it a number of features including opposite, digitately 3-foliolate leaves, bisexual flowers, 4-merous calyx and corolla, 8-merous androecium consisting of 4 distinct stamens alternating with 4 staminodes, small stigma, and syncarpous, drupaceous, 4-loculate fruit. Unlike *Dutailliopsis*, among other differences, its trichomes are compound (stellate to lepidote), its staminodes are epipetalous, and its endocarp is not sculptured.

In its sharply sculptured endocarp and thick sclerotesta *Dutailliopsis* is highly specialized for endozoochory. I have not seen similar endocarp elsewhere in the Rutaceae.

Acknowledgements

I wish to thank the directors and curators of the herbaria mentioned in the text for making specimens in their care available to me. Sincere thanks are also extended to Jean-Marie Veillon, who made special trips afield to collect the flowering material of *Dutailliopsis*, to Madame Christiane Tirel, who, as mentioned, provided helpful information on duplicates of *Crossosperma* housed at P, and to Donald Fortescue, who prepared the line drawings.

REFERENCES

Bancroft J. 1891.—Preliminary notes on some new poisonous plants. *Proc. Roy. Soc. Queensland* 8: 35-36.

Berg R.Y. 1975.—Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Austral. J. Bot.* 23: 475-508.

CAPURON R. 1961.—Contributions à l'étude de la flore forestière de Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 1: 65-82.

CAPURON R. 1967.—Nouvelles observations sur les Rutacées de Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 7: 479-500.

ENGLER A. 1931.—Rutaceae: 187-358, in ENGLER A. & PRANTL K. (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, ed. 2, 19a. Wilhelm Englemann, Leipzig.

HARTLEY T.G. 1974.—A revision of the genus *Acronychia* (Rutaceae). *J. Arnold Arbor.* 55: 469-523, 525-567.

HARTLEY T.G. 1977a.—A revision of the genus *Acradenia* (Rutaceae). *J. Arnold Arbor.* 58: 171-181.

HARTLEY T.G. 1977b.—A revision of the genus *Bosistoa* (Rutaceae). *J. Arnold Arbor.* 58: 416-436.

HARTLEY T.G. 1979.—A revision of the genus *Tetractomia* (Rutaceae). *J. Arnold Arbor.* 60: 127-153.

HARTLEY T.G. 1981.—A revision of the genus *Tetradium* (Rutaceae). *Gard. Bull. Singapore* 34: 91-131.

HARTLEY T.G. 1982.—A revision of the genus *Sarcomelicope* (Rutaceae). *Austral. J. Bot.* 30: 359-372.

HARTLEY T.G. 1984.—A revision of the genus *Dutaillyea* (Rutaceae). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, B, *Adansonia* 6: 29-35.

HARTLEY T.G. 1991.—A new combination in Australian *Acronychia* (Rutaceae). *Austral. Syst. Bot.* 4: 445-448.

HARTLEY T.G. submitted.—On the taxonomy and biogeography of *Euodia* and *Melicope* (Rutaceae). *Allertonia*.

JONES T.G.H. & WHITE M. 1930.—Chemical constituents of the bark of *Melicope erythrococca*. *Proc. Roy. Soc. Queensland* 41: 154-157.

KALLUNKI J.A. 1992.—A revision of *Erythrochiton* sensu lato (Cuspariinae, Rutaceae). *Brittonia* 44: 107-139.

NG K.M., BUT P., GRAY A.I., HARTLEY T.G., KONG Y.-C. & WATERMAN P.G. 1987.—The biochemical systematics of *Tetradium, Euodia* and *Melicope* and their significance in the Rutaceae. *Biochem. Syst. Ecol.* 15: 587-593.

STONE B.C. 1985.—New and noteworthy Paleotropical species of Rutaceae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 137: 213-228.

STONE B.C. & JONES D.T. 1988.—New and noteworthy Rutaceae-Aurantioideae from northern Borneo. Studies in Malesian Rutaceae, V. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 140: 267-274.

SWINGLE W.T. 1967.—The botany of *Citrus* and its wild relatives: 190-429, in REUTHER W., WEBBER H.J. & BATCHELOR L.D. (eds.), *The citrus industry*, revised ed., vol. 1. Division of Agricultural Sciences, University of California.

Manuscript received 30 June 1997;
revised version accepted 25 August 1997.

Une nouvelle espèce de *Labramia* (Sapotaceae) de l'Ile de Mayotte dans l'Archipel des Comores

Jean-Noël LABAT
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
labat@mnhn.fr

Marc PIGNAL
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
pignal@mnhn.fr

Olivier PASCAL
Direction de l'Agriculture et de la Forêt, Service des Eaux et Forêts,
B.P. 103, 97600 Mamoudzou, Mayotte.

MOTS CLÉS
Sapotaceae,
Labramia,
Archipel des Comores,
Mayotte.

RÉSUMÉ
L'étude des caractères morphologiques permet la description d'une espèce nouvelle de *Labramia* de l'Ile de Mayotte dans l'Archipel des Comores : *Labramia mayottensis* Labat, Pignal & Pascal.

KEY WORDS
Sapotaceae,
Labramia,
Comoro Archipelago,
Mayotte.

ABSTRACT
Morphological characters support the description of a new species of *Labramia* from Mayotte Island in the Comoro Archipelago: *Labramia mayottensis* Labat, Pignal & Pascal.

Les inventaires floristiques des plantes indigènes ou naturalisées de Mayotte, menés par le Service des Eaux et Forêts en collaboration avec le Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, ont permis d'identifier une nouvelle espèce de *Labramia* A. DC. de Mayotte. Ce genre n'était jusqu'à présent connu que de Madagascar par 8 espèces (AUBRÉVILLE 1974). Dans sa révision mondiale des genres de Sapotaceae, PENNINGTON (1991) considère que le genre *Labramia* est très proche du genre *Manilkara* Adans., mais en diffère principalement par sa graine avec une grande cicatrice adaxiale couvrant presque toute sa longueur. Ce caractère demande à être confirmé, en effet les graines ne sont connues que pour 4 des 8 espèces malgaches. La nouvelle espèce de Mayotte présente bien ce caractère diagnostique qui permet de l'inclure dans ce genre. Elle présente également une autre caractéristique des *Labramia*, la présence de staminodes rudimentaires. Cependant, les appendices latéraux des lobes de la corolle sont plus développés que chez la plupart des autres espèces, mais tout à fait comparables à ceux de *L. costata* (Baill.) Aubrév.

Labramia mayottensis Labat, Pignal & Pascal, **sp. nov.**

Labramiae boivinii (Pierre) Aubrév. *similis, sed ab appendiculis corollae multo longioribus laciniatique, foliis minimis coriaceis rotundatioribusque differt. Species staminodiis minimis.*

TYPE. — *Pascal 700*, Mayotte, Tchaourembo, 8 oct. 1996, fl. (holo-, P (P75059) ; iso-, B, G, K, NY, MA, MAYOTTE, P (P75049, P75050, P75052), WAG).

Grand arbre sempervirent de la canopée à tronc élancé pouvant atteindre 20 à 25 m de hauteur et 70 cm de diamètre, port étagé caractéristique, branches sympodiales et plagiotropes par apposition ; feuilles alternes, réunies au sommet des rameaux, obovées-oblongues, un peu coriaces ; pétiole fin, 3-4 × 0,1-0,2 cm ; limbe 15-17 × 6,5-8 cm, vert sombre dessus, plus pâle dessous (sur le matériel sec), marge entière, base cunéée ou arrondie-cunéée, apex arrondi ou à acumen très court de 1-2 mm, nervation brochidodrome, nervure I très saillante face inférieure (2 mm d'épaisseur et 1 mm de large vers la base du limbe), déprimée face supérieure, nervures II peu visibles, presque perpendiculaires à la nervure primaire, 17-22 paires, alternant avec des nervures intersecondaires qui vont jusqu'aux arcs submarginaux reliant les nervures II. Boutons floraux claviformes, préfloraison valvaire ; fleurs blanches, fasciculées par 5-12 à l'aisselle des feuilles et parfois au niveau des cicatrices foliaires subterminales, pédicelle de 1,8-2 cm de longueur et 0,6 mm de diamètre, calice à 2 cycles de sépales : 3 sépales externes triangulaires-lancéolés, 3,5 × 5 mm, coriaces, légèrement en cuiller, 3 sépales internes plus petits, lancéolés, 2 × 4,6 mm ; corolle gamopétale à 6 lobes, tube de 5 mm de hauteur, lobes lancéolés, de 3 mm de hauteur, un peu en forme de cuiller autour des étamines, avec 2 appendices corollins latéraux laciniés, généralement trifides, rarement tétrafides, la partie centrale de 2-2,7 mm, parfois de la hauteur du lobe, les parties latérales plus courtes (ca. 1 mm) ; 6 étamines soudées à la corolle, extrorses, basifixes, filet 1 mm, anthère 2 mm, légèrement plus petite que le lobe de la corolle, 6 staminodes 1,5 × 1 mm, triangulaires, obscurément trilobés ; ovaire supère, cylindrique, de 2 mm de diamètre et 1,5 mm de hauteur, glabre, 11 loges ; style long et fin, cylindrique, 5 × 0,5 mm ; stigmate tronqué. Fruit rouge, ovoïde, allongé, uniséminé, 1,8-2 × 0,8 cm, surmonté par un apicule de 6 mm environ ; pédicelle de 2-2,5 cm de longueur ; graine brune, aplatie dorso-ventralement, 1,7 × 0,5 × 0,7 cm ; cicatrice longitudinale couvrant la surface adaxiale, 15 × 5 mm. — Fig. 1.

RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. — Connu seulement de l'Ile de Mayotte où des populations importantes subsistent au Mont Mtsapéré (Nord-Est de la Grande Terre) et dans la chaîne du Bénara, limite de la zone humide septentrionale et de la zone méridionale relativement plus sèche. Il est présent également sur le Mont Hachiroungou (Nord-Ouest) et dans la forêt de Combani. Il n'a pas été observé dans les reliques de forêt humide de basse altitude (forêts de Sohoa et Dapani). *Labramia mayottensis* est caractéristique des vestiges de forêts humides de

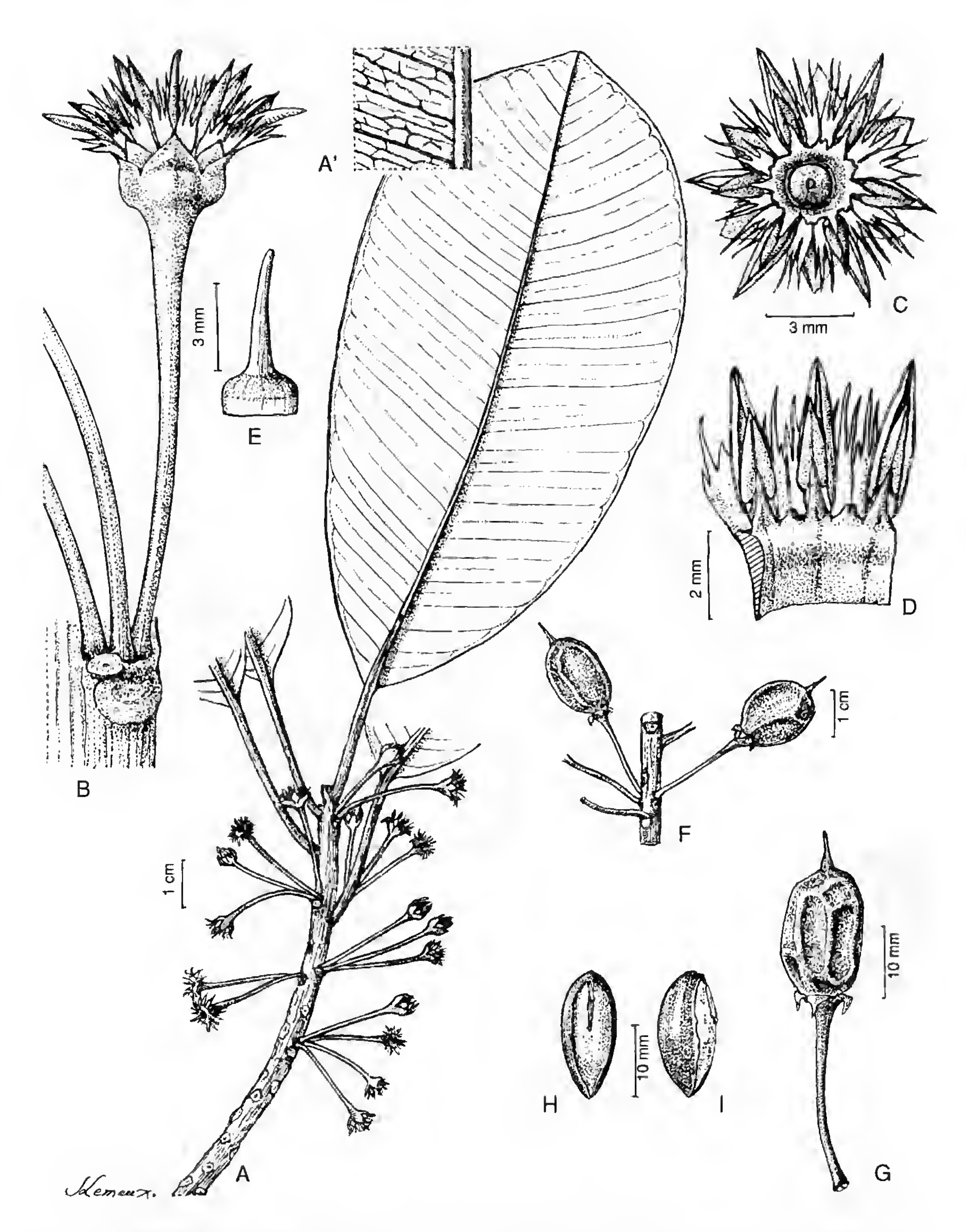


Fig. 1. — ***Labramia mayottensis*** : **A**, rameau fleuri et feuille sur la face inférieure ; **A'**, détail de nervation face inférieure ; **B**, fleur en place ; **C**, fleur vue du dessus ; **D**, fragment de corolle avec étamines et staminodes ; **E**, gynécée ; **F**, fruits en place ; **G**, détail du fruit ; **H**, graine, face ventrale ; **I**, graine de profil. (A-E, *Pascal 700* ; F-I *Pascal 381*).

moyenne altitude (P>2000 mm/an), où il est relativement abondant (moyenne de 20 ind./ha) sur les hauts de pente vers 400 m d'altitude, sur sol brun peu épais rocailleux sur matériaux de pente (lithosol), relativement riche ; plus rare au-dessus sur les crêtes et en dessous de 300 m, ses limites inférieures et supérieures semblent être écologiques.

PHÉNOLOGIE. — Floraison étalée d'août à octobre (fin de saison sèche) ; fructification jusqu'en février (saison humide).

NOM VERNACULAIRE. — Béditi (dialecte Chibuchi, littéralement « grand - ou très -collant »).

UTILISATIONS LOCALES. — Bois utilisé jadis pour la construction des boutres. Le latex servait à la préparation de colle.

Labramia mayottensis est proche de *L. boivinii* ; elle en diffère par ses appendices des lobes de la corolle beaucoup plus longs et laciniés, ses feuilles moins coriaces et plus arrondies au sommet. Les staminodes sont très petits. Les branches sympodiales et plagiotropes par apposition (Terminalia branching) constituent le modèle de croissance le plus classique chez les Sapotacées (présent dans de nombreux genres, comme par exemple *Manilkara*, selon PENNINGTON 1991), correspondant au modèle architectural d'Aubréville reconnu par HALLÉ & OLDEMAN (1971).

Une récolte ancienne, *Humblot 1204*, originaire de Mayotte, qui porte les noms manuscrits de « *Mimusops* (*Labramia*) *Baillonii* Pierre mss » et « *Manilkara Baillonii* Pierre mss » est rattachée à ce taxon. Des différences, en particulier la forme des pétales et l'absence des appendices corollins, apparaissent dans la description manuscrite et le dessin de la dissection florale réalisés par PIERRE et présents sur les parts de cet herbier. En fait, il s'agit certainement d'une interprétation erronée des observations faites sur un matériel incomplet constitué de boutons floraux (comme le signale clairement PIERRE dans sa description).

PARATYPES. — MAYOTTE : *Humblot 1204*, Forêt de Combani, 10 août 1884, bout. (K, MO, P) ; *Pascal 381*, Tchaourembo, 8 fév. 1996, fr. (K, MAYOTTE, MO, P) ; *Pascal 620*, Bépilipili, 6 juil. 1996, bout. (G, K, MAYOTTE, MO, NY, P, WAG).

NOTE. — L'herbier cité « MAYOTTE » ne possède pas d'acronyme officiel, il s'agit de l'herbier du Service des Eaux et Forêts de Mayotte.

RÉFÉRENCES

AUBRÉVILLE A. 1974. — Sapotacées. *Flore de Madagascar et des Comores*, fam. 164, MNHN, Paris.

HALLÉ F. & OLDEMAN R.A.A. 1971. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson, Paris.

PENNINGTON T.D. 1991. — *The genera of Sapotaceae*. Royal Botanic Gardens ,Kew & New York Botanical Garden, Londres.

Manuscrit reçu le 2 avril 1997 ;
version révisée acceptée le 23 juin 1997.

Studies in South American Amaranthaceae. IV

T. Myndel PEDERSEN
Estancia Santa Teresa, RA-3427 Mburucuyá, Argentina.

KEY WORDS
Amaranthaceae,
new taxa,
taxonomy,
systematic positions,
nomenclature,
South America.

ABSTRACT
Various aspects of the taxonomy, systematic positions, and nomenclature of South American Amaranthaceae are discussed, including members of the following genera: *Alternanthera*, *Celosia*, *Gomphrena*, *Iresine*, *Pfaffia*, *Quaternella*, and *Trommsdorffia*. Eleven new species are described, as well as two new subspecies, five new varieties, and one new form. Twelve new combinations are made, one new name and one change of status proposed, and several species are re-assigned to genera, where they have not been placed recently. Keys are provided for several groups of closely related taxa, including the members of *Pfaffia* sect. *Pfaffia*.

MOTS CLÉS
Amaranthaceae,
nouveaux taxons,
taxonomie,
positions systématiques,
nomenclature,
Amérique du Sud.

RÉSUMÉ
Divers aspects de la taxonomie, des positions systématiques et de la nomenclature des Amaranthaceae sud-américaines sont discutés, y compris ceux des représentants des genres *Alternanthera*, *Celosia*, *Gomphrena*, *Iresine*, *Pfaffia*, *Quaternella*, et *Trommsdorffia*. Onze nouvelles espèces, deux nouvelles sous-espèces, cinq nouvelles variétés et une nouvelle forme sont décrites. Douze nouvelles combinaisons sont établies, un nouveau nom et un changement de statut sont proposés, et plusieurs espèces sont réassignées à des genres dans lesquels elles n'avaient pas été placées récemment. Des clés de détermination sont données pour plusieurs groupes de taxons voisins, y compris pour ceux de *Pfaffia* sect. *Pfaffia*.

As with the previous papers in this series, the following notes are the results of studies preliminary to my treatment of the *Amaranthaceae* for various local "floras", and of my attempts to name material sent to me for identification. During recent years, specimens that could not with certainty be identified with any published description have increased to a considerable extent. In order to name them, it has been necessary to describe many of them as new taxa, some of which will no doubt be reduced to synonymy upon examination of types of dubious taxa. Until such a comprehensive revision can be made, however, it seems appropriate to name these entities to avoid an excessive accumulation of indeterminate material.

1. Alternanthera collina Pedersen, sp. nov.

Planta erecta pedalis vel ultra, ramosa: caulis 0.1-0.4 cm crassus, teres vel juventute sub-angulosus, novellus pilis 0.3-0.8 mm longis, ± 5-articulatis, simplicibus, sed valde asperis, albis, antrorso-appressis vestitus, aetate glabrescens. Folia 3.5-9 cm longa, petiolo 0.5-1 longo annumerato, in foliis imis pro rata longiore, 1-6 cm lata, lato ovata, plerumque acuta acutiusculave, basi obtusa rotundatave, penninervia nerviorum secundariorum majorum paribus 3-5, utrinque pilos paucos vel perpaucos gerentia. Flores in spicastris ovoideis ad 75 mm longe pedunculatis conferti, eae ut videtur in cyma dichotomica pauciramosa dispositae: bractea bracteolaeque scariosae, candidae, illa ad 1.5 mm longa, latissime ovata, obtusa rotundatave, uninervia, mucronata, glabra aut pilos paucos dorso gerens; hae bracteam longitudine aequantes sed angustiores, obtusae aut breviter acuminatae, uninerviae, mucronulatae, dorso pilis densissimis secus nervum vestitae. Perianthium pedicello brevi crasso insertum: tepala paene aequalia, tenaciter scariosa, 4-4.5 mm longa, oblonga, acuta, trinervia, mutica, pilosa. Stamina ± 3 mm longa antheris linearibus 1.5 mm longis, filamenta inferne connata, cum pseudostaminodiis aequilongis vel paullo longioribus, oblongis, acutis vel obtusis, sursum laciniatis alternantia. Germen... stylo ad 3 mm longo, crasso, stigmate parvo munitum. Fructus (immaturus) 2 mm longus, oblongus. Semen (immatu-

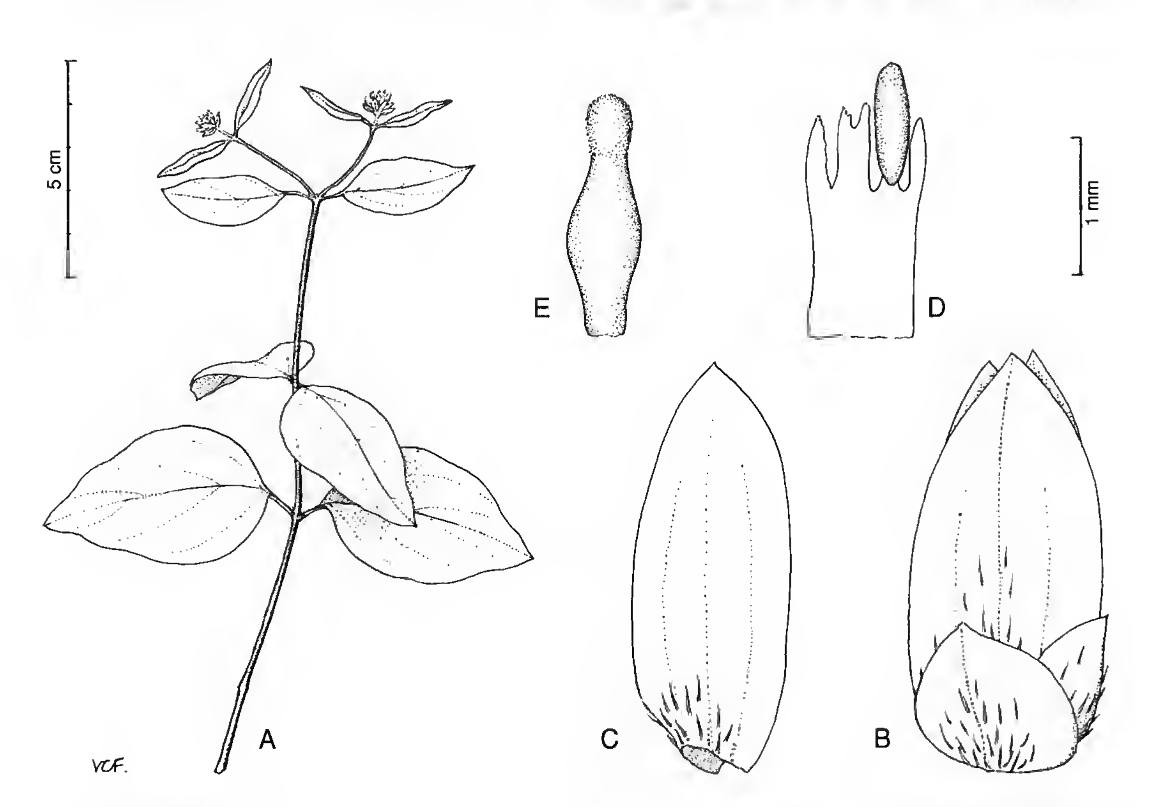


Fig. 1.—***Alternanthera collina*** Pedersen: **A**, habit; **B**, flower; **C**, tepal, seen from back; **D**, androecium (in part deformed); **E**, gynoecium. (*Pedersen 15396*, C).

rum) ± 1.8 × 1 × 1 mm, oblongo-ovoideum, funiculo quarta parte infra apicem inserto.—Fig. 1.

TYPE.—*Molina, Cozzani, Fortunato & Gómez 1833*, Argentina, Prov. Santiago del Estero, dpt. Pellegrini: Remate, 19 May 1983 (holo-, BAB).

This species has to my knowledge only been collected twice, both times on the Cerro de Remate, a small limestone hill rising above the Chaco plain in the extreme North-West of the Province of Santiago del Estero, where I collected it on April 3rd, 1989, *Pedersen 15396* (C). All the material is poor, with very few flowers. I have revisited the type locality twice, but not a single plant was seen either time.

2. Alternanthera inaccessa Pedersen, sp. nov.

Fruticulus confertim ramosus teste collectoris vix pedalis: caulis 0.1-0.35 cm crassus, ad nodos parum incrassatus, novellus pilis ramosissimis 0.05-0.5 mm longis ochraceis mox deciduis densius vestitus. Folia sub-sessilia vel ad 0.2 cm longe petiolata, 1-3 × 0.4-2.2 cm, valde diversiformia: late ovata, ovato-lanceolata vel oblonge-elliptica, acuta aut obtusa, basi plerumque rotundata vel sub-cordata, penninervia, mucronulata, ut caulis pilosa, sed pili magis brunnescentes, vetustiora plerumque supra sub-glabra. Flores in spicastris sessilibus ad initium florendi globosis, aetate oblongis ad 15 mm longis, 5 mm crassis conferti: bractea scariosa, rufescens, nervo fusco, 2-2.5 mm longa, ± 1 mm lata, ovata, acuta, concava, uninervia, vix mucronulata, glabra; bracteolae ut bractea, 2.1-2.2 mm longae, asymmetrice ovatae, sursum falca-

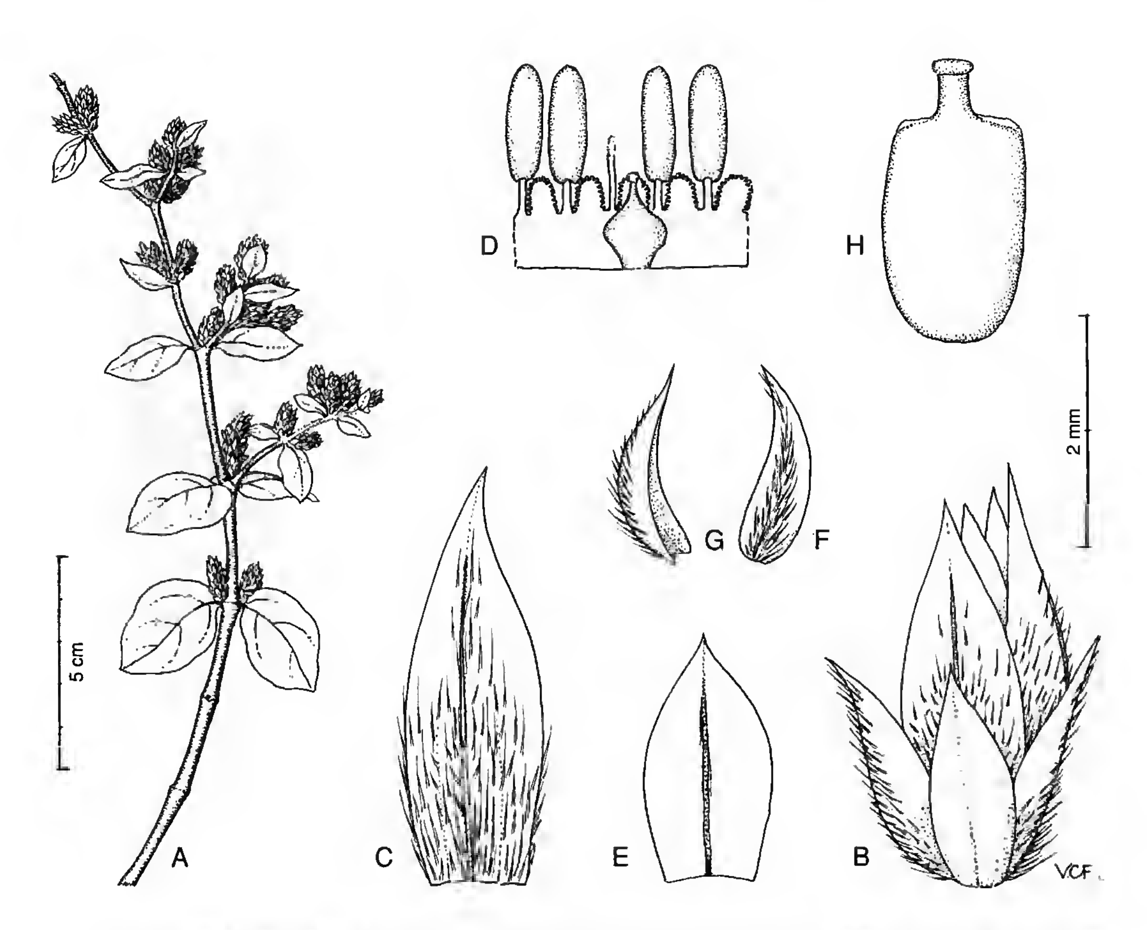


Fig. 2.—***Alternanthera inaccessa*** Pedersen: **A**, habit; **B**, flower; **C**, tepal; **D**, androecium and gynoecium; **E**, bract; **F**, bractlet seen from back; **G**, bractlet seen from side; **H**, fruit. (*Ramella 2846*, C).

tae, valde concavae, paene naviculares, uninerviae, mucronatae, pilis articulatis simplicibus ad 0.75 mm longis in carina dense vestitae; tepala diversiformia: duo abaxalia tenaciter scariosa, interius ad marginem obtectam membranaceo-marginatum, ± 3.5 mm longa, 1.3 mm lata, anguste ovata, acuminata, leviter concava, mucronata; adaxiale vix exterioribus aequilongum, 1.5 mm latum, planum, membranaceo-marginatum, praeterea ut abaxalia; duo interiora ad 3 mm longa, oblonga, valde concava, haud mucronata: omnia trinervia, dorso densius pilosa. Stamina ad 2 mm longa antheris linearibus 0.8-1 mm longis, filamentis ut videtur antheris dejectis accrescentibus, basi connatis, cum pseudostaminodiis ligulatis dimidio brevioribus integris vel subtiliter denticulatis alternantibus. Germen ca. 0.65 mm longum, turbinatum stylo ad 0.25 mm cum stigmate applanato-capitato ca. 0.2 mm longo. Fructus 1-1.2 mm longus oviformis vel ob-oviformis obscure alatus. Semen ca. 1 × 0.95 × 0.75 mm, globiforme, funiculo in vertice inserto. Embryo hippocrepiformis cotyledonibus concavis quam radicula duplo latioribus dimidio longioribus.—Fig. 2.

TYPE.—*Ramella 2846*, Paraguay, dpt. Chaco: cerro Cnel. F. Cabrera (ex cerro Guaraní), 19°39'S, 61°44'W, límite con Bolivia, punto oeste del cerro, 700 m, s.m., borde del acantillado, 23 Apr. 1989 (holo-, G; iso-, C).

This new species is related to *A. albida* (Moq.) Griseb., the leaves of which however are densely canescent, the flowers smaller and inflorescence rarely so markedly elongate, and the pseudostaminodia definitely lobulate or laciniate.

According to the collector (pers. comm.), the plant grew on a steep, rocky mountain side, in dense, impenetrable, spiny scrub, hence the name.

3. Alternanthera malmeana R.E. Fr.

Ark. Bot. 16: 15 (1920).—Type: *Malme II: 359*, Brazil, Rio Grande do Sul, Pedro Osorio (ex Piratiny) (holo-, S).

3b. Alternanthera malmeana R.E. Fr. var. straminea (Chod.) Pedersen, comb. nov.

Telanthera rosea (Morong) Chod. *e straminea* Chod., Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 1: 433 (1901).—Type: *Hassler 4325*, Paraguay (holo-, G!).
Alternanthera hirtula (Mart.) Lopr. var. *robusta* Chod. subvar. *straminea* (Chod.) Chod., Bull. Soc. Bot. Genève, ser. 2, 18: 277 (1926).
Telanthera rosea (Morong) Chod. *c pallens* Chod., Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 1: 433 (1901).—Type: *Hassler 4939*, Paraguay (holo-, G!).
Alternanthera hirtula (Mart.) Lopr. var. *robusta* Chod. subvar. *pallens* Chod., Bull. Soc. Bot. Genève, ser. 2, 18: 278 (1926).

In his treatment of HASSLER's Paraguayan collections, CHODAT described a number of varieties referred, at first in 1901 to *Telanthera rosea*, then, realizing later that this is conspecific with *Alternanthera hirtula*, to that species as sub-varieties of *A. hirtula* var. *robusta*. Two of these are however better referred to *Alternanthera malmeana*, from which they appear to differ only slightly by their more abundant indument, proportionally narrower leaves, conspicuously longer floral bracts, and generally larger flowers. They were also identified as *A. malmeana* by Dr. MEARS on various annotation-slips, though apparently he never published this synonymy. The differences from typical *A. malmeana* seem to justify maintaining them apart as a variety of that species, while the very slight differences between the two varieties (or subvarieties) of CHODAT in my opinion do not justify recognition as distinct.

A recent specimen of *Alternanthera malmeana* (*Pedersen 12584*, C, CORD, CTES, G) collected at the type locality of the species, and very likely belonging to the same population as the original material collected by MALME, has underground, rhizome-like runners rooting and forming tubers at the nodes. I have not seen anything like this in the Paraguayan variety, but most collectors unfortunately do not bother to dig up the underground parts. Should this prove to be a distinguishing character, it might justify segregation at a higher level.

4. Alternanthera micrantha R.E. Fr.

Ark. Bot. 16: 14 (1920).—Type: *Dusén 17728*, Brazil (holo-, S!).
Alternanthera rufescens Suess., Mitteil. bot. Staatssamml. München 1: 3 (1950).—Type: *Huidobro 5438*, Argentine (holo-, M!; iso-, LIL!).

Alternanthera micrantha was based on a specimen from Rio Grande do Sul, Brazil, while the

type of *A. rufescens* comes from the Argentine province of Misiones, essentially from the same floristic region. I can not see any significant differences between the two specimens. Sessile flower-heads, to which SUESSENGUTH attached much importance in the recognition of *A. rufescens*, occur even in the type collection of *A. micrantha*; the reddish colour of the stem seems more influenced by outside conditions and appears not to be genetically fixed. As for the shape of the pseudostaminodia, they vary too much, even in flowers on the same specimen, to be of any use as a distinguishing character. Field observations indicate that this species is very common in southern Brazil and north-eastern Argentine.

5. Alternanthera pennelliana Mears ex Pedersen, **nom. nov.**

Telanthera geniculata S. Moore, Transact. Linn. Soc. London, Bot., ser. II, 4: 443 (1895).—*Alternanthera geniculata* (S. Moore) R.E. Fr., Ark. f. Bot. 16: 18 (1920), non Urb. (1912).—Type: *Spencer Moore 1093*, Brazil, Mato Grosso (holo-, BM!).
Alternanthera pennelliana Mears, nom. in sched.

The combination *Alternanthera geniculata* not being available for the plant described by MOORE, Dr. MEARS has used *A. pennelliana* on his annotation slips, although I am not aware that it has ever been validly published.

6. Alternanthera philoxeroides (Mart.) Griseb.

Symbolae ad floram argentinam: 36 (1879).—*Bucholzia philoxeroides* Mart., Beitr. z. Kenntniss d. Amarantaceen: 137 (1825).—Type: *Sellow s.n.*, Uruguay, near Montevideo (lecto-, BR!). For year of publication see STAFLEU 1981.
Telanthera philoxeroides (Mart.) Moq. *ß obtusifolia* Moq. in DC., Prodr. 13 (2): 363 (1849).—*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. var. *obtusifolia* (Moq.) Hicken, Apuntes Hist. Nat. 2: 94 (1910). For a complete synonymy of this species see MEARS (1977).

Alternanthera philoxeroides is native to the warmer parts of South America, and widely naturalized elsewhere. It varies considerably, as already observed by MARTIUS (1825): 138: "*Varietas obtusifolia habitat in Monte Video: clar. Sellow. Var. acutifolia ad S. Pauli Civitatem locis udis. v. v.*" This variability has resulted in the description of a number of infra-specific taxa. In a previous paper (PEDERSEN 1967) I considered these mere chance variations caused by differences in the environment, and reduced them to synonymy. MEARS (1977) largely concurred, remarking (p. 15): "The specimens for f. *angustifolia* Suess. and var. *obtusifolia* Moq. might be recognized as formae, but I see no point now; they have no geographic significance". Since then, observations in the field, confirmed by the examination of numerous herbarium specimens, have convinced me that some of these taxa are not wholly worthless, their distinguishing characters appearing to be genetically fixed, and that in fact they do occupy definite areas.

6b. Alternanthera philoxeroides (Mart.) Griseb. fa. **acutifolia** (Moq.) Pedersen, **stat. nov.**

Telanthera philoxeroides (Mart.) Moq. *ß acutifolia* Moq. in DC., Prodr. 13 (2): 363 (1849).—*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. var. *acutifolia* (Moq.) Hicken, Apuntes Hist. Nat. 2: 94 (1910).—Type: *Martius s.n.*, "habitat in aquaticis, inundatis ad fluv. Sapucahy" (lecto-, M).

In the opinion of MEARS (1977), which I share, MARTIUS did not intend to propose two new infra-specific taxa, but merely to draw attention to the variability of the species. However, the names he used were taken up by MOQUIN-TANDON, who produced formal descriptions of the two varieties, and they should thus be ascribed to him.

The forma *acutifolia* is the one most often seen throughout most of Brazil, and almost certainly that with which MARTIUS was most familiar. The type would have been the logical lectotype of the species, but for the fact that the only specimen mentioned in the protologue known to have been handled by MARTIUS himself belongs to the variety *obtusifolia* (Pedersen 1967; Mears 1977). Although I believe it distinct, the forma *acutifolia* scarcely merits recognition at higher rank, the

only difference from the forma *philoxeroides* being the shape of the leaves.

6b*. Alternanthera philoxeroides (Mart.) Griseb. fa. **acutifolia** (Moq.) Pedersen, subfa. **philoxerina** (Suess.) Pedersen, **comb. et stat. nov.**

Alternanthera philoxerina Suess., Feddes Repert. 35: 303 (1934).—Type: *Erik Asplund s.n.*, Brazil, Santos, 15 Sep. 1921 (holo-, S!).

I have very little faith in the value of this taxon, and am according it the lowest status admitted by the Code. I only recognize it provisionally because it appears to have a definite geographic range, being confined to the town of Santos and vicinity in Brazil, from where I have seen three collections: the type, a specimen from the nearby sea-side resort Praia Grande, *Rawitscher 7* (SP), and a collection of my own: Santos, waste ground in the port area, *Pedersen 11201* (C). In general aspect, the subfa. *philoxerina* is exactly similar to the subfa. *acutifolia*, the only difference being the sessile flower-heads. As all the flowers I have examined were deformed and had a sickly appearance, with the anthers generally empty, the ovary as far as I could see too, the plant may be srerile, which would account for its restricted geographical distribution.

6c. Alternanthera philoxeroides fa. **angustifolia** Suess.

Feddes Repert. 35: 303 (1934).—Type: *Hassler 2141*, Paraguay (holo-, B).
Telanthera philoxeroides var. *linearifolia* Chod., Bull. Herb. Boiss. 7, Append. 1: 64 (1899).—Type: *Hassler 1558*, Paraguay (holo-, G!).
Alternanthera philoxeroides var. *lancifolia* Chod., Bull. Soc. Bot. Genève, ser. 2, 18: 257 (1927).

This taxon does not merit higher status than forma, and at that level SUESSENGUTH's name takes priority over CHODAT's. No specimen is cited in the protologue as type of the var. *lancifolia*, although CHODAT occasionally has used the name on labels.

This is the form commonly encountered in most of Argentine Mesopotamia, in at least part of the Chaco region, and in Paraguay.

7. Alternanthera praelonga St.-Hil.

Voyage dans le District des Diamans 2: 409 (1833).—*Telanthera praelonga* (St.-Hil.) Moq. in DC., Prodr. 13 (2): 369 (1849).
Achyranthes praelonga (St.-Hil.) Standl., Journ. Washington Acad. of Sciences 5: 74 (1915).—Type: *Saint-Hilaire B2 no. 67*, Brazil, Rio de Janeiro, on the beach at Cabo Frio (holo-, P!).

At its southern limit, *Alternanthera praelonga* presents a rather different aspect from the plant described by SAINT-HILAIRE. As this material is also remarkably homogenous, it is described as an admittedly very weak geographical variety.

7b. Alternanthera praelonga var. **australis** Pedersen, **var. nov.**

A var. praelonga *recedit foliis latioribus plerumque ovatis acutis vel obtusis saepe basi sub-cordatis villosis, floribus vulgo paullo majoribus. Characteres ceteri ut in var.* praelonga.

TYPE.—*Hatschbach 27220*, Brazil, Rio Grande do Sul, munic. Torres: Torres. Paredões de arenito a beira mar 15 Oct. 1971, "Flor alvecente" (holo-, MBM).

PARATYPES.—BRAZIL. State of Rio Grande do Sul, munic. Torres: *Karner Hagelund 7642*, Torres, Pé morro do farol, 3 Jan. 1974.—Vicinity of Torres: *Lindeman & de Haas 3780*, Coastal rock, 30 Dec. 1966, "Ascending; capitules yellowish white, anthers bright yellow" (U, W).—State of Santa Catarina, munic. Navegantes: *Krapovickas & Cristóbal 43515*, Gravatá En matorrales sobre las dunas costeras, 31 Jan. 1990, "Apoyante, inflorescencias blanco-amarillentas" (CTES).—The last specimen differs slightly, approaching the variety *praelonga*.

Alternanthera praelonga is closely related to *A. flavescens*, and further study may very likely show that the two can not be kept apart at specific level.

8. Alternanthera puberula (Mart.) D. Dietr.

Syn. plant. 1: 866 (1839).—*Brandesia puberula*

Mart., Beitr. z. Kenntniss d. Amarantaceen: 135 (1825), nomen.; Nova gen. spec. plant. Bras. 2: 27 (1826).—*Pfaffia puberula* (Mart.) Spreng., Cur. post. in syst. veg.: 106 (1827).—*Telanthera puberula* (Mart.) Moq. in DC., Prodr. 13 (2): 372 (1849).—*Achyranthes puberula* (Mart.) Standl., Journ. Washington Acad. Sciences 5: 74 (1915).—Type: *Martius s.n.*, Brazil, Rio de Janeiro Serra dos Orgãos (M).

Alternanthera subumbellata Suess., Feddes Repert. 42: 55 (1937).—Type: *Fiebrig 5363*, Paraguay (holo-, S!).

That *Alternanthera puberula* (Mart.) D. Dietr. and *A. subumbellata* Suess. are identical was stated by Dr. MEARS on his annotation slip on the type sheet of *A. subumbellata*, but this synonymy, with which I fully agree, has to my knowledge never been published.

Curiously enough, *Alternanthera puberula* has been wrongly synonymized with *A. brasiliana* (L.) Kuntze by KUNTZE (1891).

9. Alternanthera ramosissima (Mart.) Chod.

Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 3: 355 (1903).—*Mogiphanes ramosissima* Mart., Nova gen. sp. plant. Bras. 2: 31 (1826).—Type: *Martius s.n.*, Brazil, Minas Gerais, Chapada (M!).

Mogiphanes villosa Mart., l.c.: 33 (1826).—Type: *Martius s.n.*, Brazil, São Paulo, prope Guaratinguetá (M!), non *Alternanthera villosa* H.B.K. (1818).

Mogiphanes virgata Schrad., Ind. sem. hort. Goett.: 4 (1834).—Type: cult. in Göttingen botanical Garden (GOET!).

Telanthera moquinii Webb ex Moq. in DC., Prodr. 13 (2): 379 (1849).—*Alternanthera moquinii* (Webb ex Moq.) Dusén, Arquiv. Mus. Nac. Rio de Janeiro 13: 63 (1903). Based on *Mogiphanes villosa* Mart.

Telanthera brasiliana (L.) Moq. *ß villosa* Moq., l.c.: 382 (1849).—*Alternanthera brasiliana ß villosa* (Moq.) O. Kuntze, Rev. gen. plant. 2: 538 (1891).—Type: *Blanchet 3881*, Brazil, Bahia (holo-, P!).

Alternanthera virgata (Schrad.) Suess, Feddes Repert. 35: 305 (1934), nom. inval.

For a complete synonymy, see MEARS (1977) under *A. brasiliana* var. *villosa*. SUESSENGUTH's combination *Alternanthera virgata* is not valid, as he expressly states that in his opinion, though possibly distinct, the taxon does not deserve the rank of species.

Mogiphanes ramosissima and *M. villosa* were both described by MARTIUS from material that he collected in Brazil. The type collections (M) represent the extremes of variation of a widely distributed taxon, and as it was known to MARTIUS from these specimens and field observations, it would appear to have been perfectly justifiable to keep them apart, if not at specific level, at least as taxa of some lower rank. Characters separating the two would include the abundance, length, and colour of the indument, and the size of the flowers. However, the number of collections of this common and highly adaptable species have increased enormously since 1826 making it clear that the characters mentioned above are in no way correlated, making it necessary to unite them.

Such authentic material of *Mogiphanes virgata* Schrad. as I have seen, and plants grown from seed harvested in Göttingen, all clearly belongs to *A. ramosissima*.

Telanthera brasiliana ß villosa appears to belong here, and not in *A. brasiliana*. Otto KUNTZE's combination *A. brasiliana ß villosa* was used by MEARS (1977) for the taxon here considered a distinct species, suggesting that *A. moquinii* might be different. *Alternanthera brasiliana* and *A. ramosissima* are very closely related, and although there are specimens where reference to one or the other species is purely arbitrary, they usually are easily told apart, even with the naked eye. The bractlets in *A. brasiliana* equal or overtop the perianth, while in *A. ramosissima* they do not reach the tips of the tepals; moreover, their areas of distribution are not the same, justifying recognition at specific level. MEARS included *Mogiphanes diffusa* Mart. in synonymy under *A. brasiliana* var. *villosa*; in my opinion, it is closer to *A. brasiliana* sensu str., and may represent some of the doubtful or intermediate forms mentioned above.

With the typical variety, a total of three varieties of *A. ramosissima* are recognized.

9b. Alternanthera ramosissima (Mart.) Chod. var. missionum Pedersen, var. nov.

Suffrutex decumbens, radicans, ramis ascendentibus a

var. ramosissima recedit spicastris omnibus sessilibus vel brevissime (max. ad 12 mm longe) pedunculatis.

Caulis juventute pilis 0.3-1.5 mm longis antrorso-appressis ± densius vestitus, aetate glabrescens. Folia cum petiolo ad 0.5 cm longo 2-8 cm longa, 0.5-4.5 cm lata, ovata, acuta acuminatdve, breviter mucronata, novella ut caulis pilosa, glabrescentia. Flores in spicastris oviformibus cylindraceisve congesti, bracteis scariosis 3-4 mm longis acuminatis, mucronatis suffulti, bracteolis ut bracteis scariosis 4-5 mm longis, acuminatis, valde concavis, dorso anguste cristatis aut in nervo setosis, ad 1.35 mm longe pedicellati: tepala tenaciter scariosa, maturitate sub-carnosa, ad 4.5 mm longa, oblonga, acuta, pilosa vel sub-villosa; stamina post anthesin vix 3 mm longa antheris linearibus millimetralibus vel ultra; germen depresso-oboviforme cum stylo ad 0.3 mm. Utriculus ca. 2.3 mm, oblongus apice truncatus, juxta stylum persistentem gibbis duabus parvulis munitus.

TYPE.—*Vanni, Ferrucci, López & Chiquisola 2784*, Argentina, prov. Misiones, dpt. Iguazú: Cataratas del Iguazú, sendero de observación, Selva marginal, 7 Aug. 1991, "Apoyante, flores blanquecinas" (holo-, CTES).

PARATYPES.— ARGENTINA: *Corn. Osten & Rojas 8290*, prov. Misiones, dpt. Iguazú: am Yguazú Ufer, 11 Nov. 1915, "Kriechender Halbstrauch auf Felsen. Köpfe gelblich" (G); *Lourteig 1116*, same locality, 7 July 1945 (CTES); *Hunziker 841*, same locality, 18 July 1945, "Lugar húmedo, cerca salto de agua. Entre rocas. Poco frecuente" (CTES); *Krapovickas 2442*, same locality, 19-20 July 1945 (SI).

9c. Alternanthera ramosissima (Mart.) Chod. var. reptans Pedersen, var. nov.

A var. ramosissima *recedit caule humifuso vel rhizomate subterraneo late errante, radicante, ad nodos saepe incrassato, e quo ramuli floriferi vix 15 cm longi erecti oriuntur.*

Caulis inter nodos 0.1-0.25 cm crassus (ramuli floriferi vix ad 0.15 cm), nodi tuberiformes ad 0.5 cm, pars supraterranea pilis simplicibus 1-1.5 mm longis patentibus dense vestita. Folia petiolo ca. 1/10 longitudinis 2-4 cm longa, 1-2.5 cm lata, late ovata, acuta aut plerumque obtusa, basi truncata, mucronata, pilis ± 0.7 mm longis utrinque dense vestita. Flores in spicastris solitariis terminalibus 80-115 mm pedunculatis oviformibus ad 12 mm diametro congesti: bractea 3-3.5 mm longa, ovata, acuta, vulgo dorso appresso-piloso; bracteolae 4.5-4.75 mm longae, acuminatae, crista ad 0.25 mm lata serrata dorso ornatae, pilosae: perianthium 0.5-1 mm pedicellatum, tepala 4.5-5 mm longa, oblonga anguste oblongo-ovatave, acuta, dorso pilis 0.3-0.4 mm longis vestita: stamina 2.5-2.7 mm longa antheris 1-1.2 mm longis, filamentis ad medium vel supra connatis, cum pseudostaminodiis antheras superantibus apice laciniatis alternantibus; stylus cum stigmate ± 0.35 mm longus. Utriculus ad 2.2 mm longus ovoideus superne bigibbosus.—Fig. 3.

TYPE.—*Pedersen 12663*, Brazil, State of Sta. Catarina, munic. Laguna: near Laguna, cliffs by the sea, 9 Dec. 1979 (holo-, C).

PARATYPES.—BRAZIL: *Hatschbach & Forero 40378*, Sta. Catarina, munic. Imbituba: Nova Esperança. "Reptante, flores alvecentes. Nas dunas fixas"; *Krapovickas & Cristróbal 39382*, Sta. Catarina, munic. Laguna: Morro N.S. da Gloria, 24 Jan. 1984, "Ramos postrados hasta 2 m de largo. Flores blanco-amarillentas" (CTES).

Alternanthera ramosissima appears to be very closely related to *A. villosa* H.B.K., from which it appears to differ only by a far less abundant indument, often being almost glabrous, by its smaller flowers, and the well-developed crest on the bractlets. As the ranges of the two scarcely overlap, it is considered better to keep them distinct.

A. villosa was apparently misunderstood by MEARS, who on his annotation-slips referred material of *Alternanthera hirtula* (Mart.) Lopr. to it as a variety under the (apparently unpublished) combination *A. villosa* var. *cinnabarina*, which he ascribed to CHODAT. The two can be separated by the shape of the bractlets, which are much longer than the bract, are acuminate, almost navicular, and frequently crested in *A. villosa*, whereas in *A. hirtula* the bractlets are about the same length as the bract, broadly ovate, often obtuse or short-acuminate, and never have a crest.

10. Alternanthera serpens Pedersen, sp. nov.

Herba procumbens teste collectorum ad nodos radicans: radix non vidi. Caulis 0.08-0.2 cm crassus, teres, ad nodos incrassatus, in sicco caperatus, novellus pilis ± 0.3 mm longis vix ramosis albidis antrorsis vestitus, mox glaber. Folia opposita saepe inaequilonga, subsessilia, subamplexicaulia, 1-5.2 × 0.2-0-5 cm, anguste oblonga, utrinque acuta, uninervia nervis secundariis non notis, nervus in mucronem crassum ad 0.2-0.3 mm longum excurriens, novella sat dense pilis ut iis caulis vestita, mox glabra. Flores in spicastris sessilibus solitariis terminalibus aut spurie axillaribus globosis vel breviter cylin-

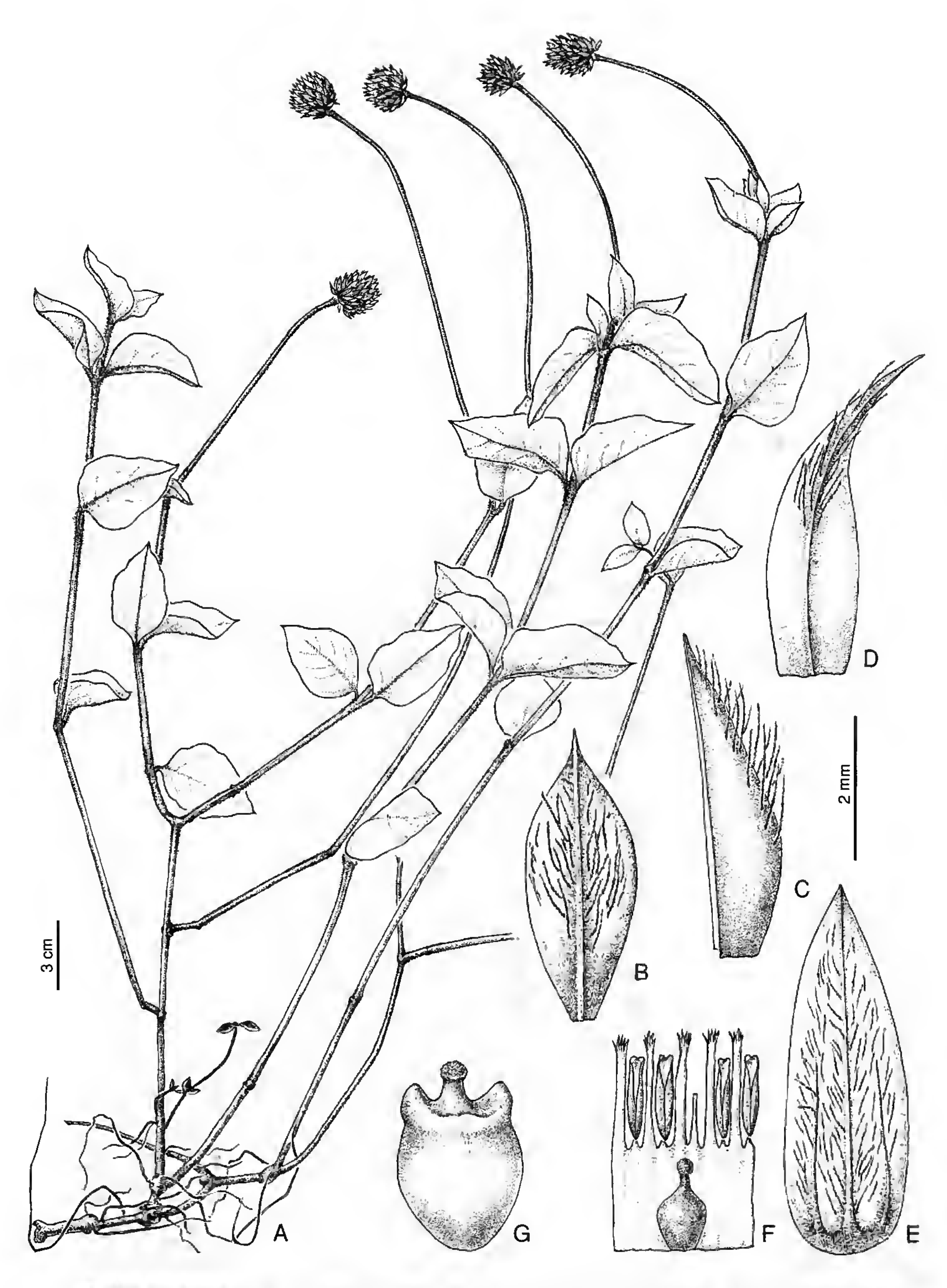


Fig. 3.—***Alternanthera ramosissima*** var. ***reptans*** Pedersen: **A**, habit; **B** and **C**, bract; **D**, bractlet; **E**, tepal; **F**, androecium and gynoecium; **G**, fruit. (*Pedersen 12663*, C).

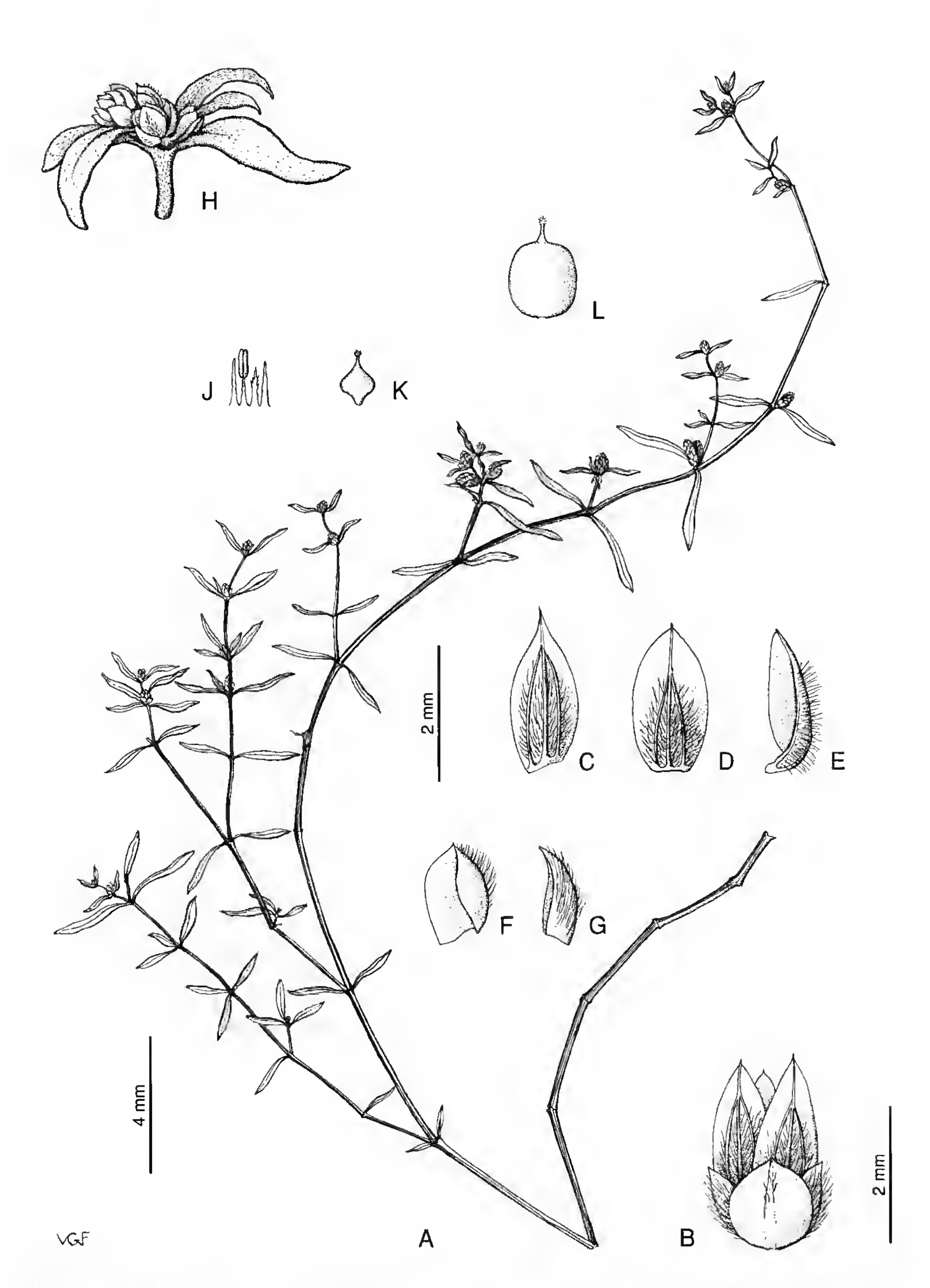


Fig. 4.—***Alternanthera serpens*** Pedersen: **A**, habit; **B**, flower; **C**, outer abaxial tepal seen from back; **D**, adaxial tepal seen from back; **E**, inner tepal seen from side; **F**, side view of bract; **G**, side view of bractlet; **H**, flowering shoot; **J**, androecium; **K**, gynoecium; **L**, fruit. (*Vanni et al. 2608*, CTES).

dricis ad 8 mm longis, ± 4.5 mm crassis bracteis florisque appressis conferti: bractea sat tenaciter scariosa, ca. 1.7 mm longa, 1.5 mm lata, orbicularis, apice rotundata vel obtusa, uninervia, breviter sed manifeste mucronata, glabra; bracteolae scariosae, ca. 1.5 mm longae, asymmetrice ovatae, obtusae, valde asymmetrice naviculares, uninerviae, tenuiter mucronatae, dorso hirsutae; tepala diversiformia: duo abaxilaria tenaciter scariosa, paene cartilaginea, margine membranacea, ± 2.5 mm longa, ovata, acuta, trinervia, mucronata, dorso hirsuta; adaxilare ca. 2.2 mm longum, praetera ut abaxilaria; duo interiora ca. 2 mm longa, latissime membranaceo marginata, ovata, subacuta, subcucullata, navicularia, trinervia, haud mucronata, dorso hirsuta; stamina ca. 1.5 mm longa antheris oblongis 0.8-0.9 longis post anthesin mox deciduis, filamentis ad basin connatis, cum staminodiis multo brevioribus oblongo-ovatis, acutis, dentatis alternantibus; germen ca. 0.65 mm longum, oboviforme stylo ca. 0.25 stigmate applanato ca. 0.2 mm longo. Fructus ca. 1 mm longus, compresso-globiformis, exalatus. Semen ca. 1 × 1 × 0.75 mm, funiculo vertice inserto. Embryo hippocrepiformis vel paene annularis cotyledonibus sat latioribus quam radicula duplo longioribus.—Fig. 4.

TYPE.—*Vanni, Radovancich & Schinini 2608*, Paraguay, dpt. Boquerón: Colonia Fernheim, Estancia Laguna Porá, 21°45'S, 59°W, en campos con acumulaciones de sales, 1 Mar. 1991, "Con nudos radicantes; tallos rojizos, hojas verde glaucas, abundante" (holo-, CTES).

This species is of uncertain affinity, in aspect superficially like, and possibly related to *A. paronichyoides* St.-Hil.

11. **Celosia corymbifera** Didr.

Index seminum in horto academico Hauniensi a. 1849 collectorum: 13 (1850).—Type: *Didrichsen s.n.*, Brazil, Pettópolis.
Celosia cymosa Seub., Mart. Fl. Bras. 5: 245 (1875).— Type: *Riedel 1355*, Brazil, Rio de Janeiro.

Thanks to the diligence and energy of Dr. Bertel HANSEN and Mr. SANDERMANN-OLSEN, the type of this forgotten and misunderstood species—according to the Index Kewensis of unknown origin—was found among the indeterminate material in C.

I have not seen the type of *Celosia cymosa*, but the description fits both the material so determined seen, and the specimen collected by *Didrichsen*.

12. **Gomphrena boliviana** Moq.

In DC., Prodr. 13 (2): 401 (1849); Hunziker, Kurtziana 6: 297 (1971).—Type: *culta in hort. Luxemb.* aug. 1836 (FI!).

12b. **Gomphrena boliviana** var. **tarijensis** (R.E. Fr.) Pedersen, **comb. nov.**

Gomphrena tarijensis R.E. Fr., Ark. Bot. 16: 27 (1920).—Type: *Fries 1088*, Bolivia, Tarija (S!).

FRIES only knew *G. boliviana* from the description in DE CANDOLLE's Prodromus. A misinterpretation of MOQUIN-TANDON's description led him to describe two new species, *Gomphrena lanceolata* (= *G. boliviana* fa. *robusta* (Hicken) Pedersen) and *G. tarijensis*, which, though possibly not identical with, certainly can not be kept apart from *G. boliviana* at specific level. The type of *Gomphrena tarijensis* hardly differs from material of *G. boliviana*, being of more compact growth, with shorter-stalked flower-heads, shorter involucral bracts, and shorter floral bract. As in my opinion more harm can be done by undue lumping than by excessive splitting, I am provisionally recognizing this taxon at varietal level.

13. **Gomphrena celosioides** Mart.

Beitr. z. Kenntniss d. Amarantaceen: 123 (1825).— Type: *Sellow s.n.*, Uruguay (BR!).

This rather weedy species is extremely common all over eastern sub-tropical and warm-temperate South America, and has during this century been introduced and naturalized in other continents. It belongs to a group of species characterized by flowers that are arranged in a usually solitary and long-pedunculate spike-like inflorescence with two or four foliaceous involucral bracts at base, mostly crested bractlets, and tepals frequently indurate at maturity. This group, to which *G. globosa* L., the type of the genus, belongs, extends from southern North America and Central America, apparently with a high diversity of species there, through Central and Southern Brazil, reaching its southernmost limit on the

shores of the River Plate. While a critical revision of this entire group would be desirable, this would fall beyond the aim of the present study. However, there have been some differences of opinion about the limits of several of the South American species, and much confusion with species that I do not regard as being very closely related, such as the Central American *G. serrata*, frequently cited in error, mostly under the synonym *G. decumbens* Jacq., from sub-tropical South America. For this reason I shall attempt to solve some of the problems involved.

13b. Gomphrena celosioides var. hygrophila (Mart.) Pedersen, comb. nov.

Gomphrena hygrophila Mart., Herb. Fl. Bras.: 306, no. 581 (1837).—*Xeraea hygrophila* (Mart.) Kuntze, Rev. gen. plant. 2: 545 (1891).—*Gomphrena desertorum* Mart. var. *hygrophila* (Mart.) Stuchl., Feddes Repert. 11: 161 (1912).—Type: *Martius s.n.*, Brazil, Mato Grosso (M!).

Gomphrena mariae S. Moore, Trans. Linn. Soc. London, Bot., ser. 2, 4: 444 (1895).—Type: *Moore 846*, Brazil, Mato Grosso (BM!).

Gomphrena desertorum var. *hygrophila* fa. *ramosissima* Stuchl., Feddes Repert. 11: 161 (1912).—Type: *Weddell s.n.*, Brazil, Mato Grosso (P, not seen).

Like the variety *celosioides* this is a rather weedy plant, common in western Brazil and adjacent Bolivia and Paraguay. MARTIUS considered it closely related to *G. desertorum* Mart. from north-eastern Brazil, which it resembles. For this reason STUCHLIK presumably referred it there as a variety, a treatment that has been followed by later students of the genus, e.g. HOLZHAMMER (1955-56), while SIQUEIRA (1992) considered the two identical. In my view, this variety is obviously more closely related to *G. celosioides*, with which it shares the continuous growth of the spike in flower, with the lower flowers maturing fruit and dropping off long before the apical flowers are open, a character that I have not observed in *G. desertorum*. In fact, *G. hygrophila* merges imperceptibly with *G. celosioides*, with the form *roseiflora* (Chod.) Pedersen being intermediate between the two. The best character separating them is the shape of the crest on the bractlets, which are narrow, usually dentate to almost laciniate, frequently obsolete or even wanting in the var. *celosioides*, and broad and nearly entire in the var. *hygrophila*.

Gomphrena mariae was synonymized by STUCHLIK (1912) with *G. serrata* L. (under the name *G. decumbens* Jacq.), a species to which I do not consider it closely related; this treatment was followed by HOLZHAMMER (1955-56).

13c. Gomphrena celosioides var. fallax (Seub.) Pedersen, comb. nov.

Gomphrena fallax Seub. in Mart. Fl. Bras. 5 (1): 220 (1875).—*Xeraea fallax* (Seub.) Kuntze, Rev. gen. plant. 2: 545 (1891).—*Gomphrena desertorum* var. *fallax* (Seub.) Holzh., Mitteilungen bot. Staatssamml. München 14-15: 206 (1956).—Type: *Pohl 1851* (lecto-, M).

Gomphrena fallax was considered identical with *G. desertorum* Mart. by STUCHLIK (1912) and SIQUEIRA (1992). The continuous growth of the flowering spike shows that it is more closely related to *G. celosioides*. The excellent description given by SEUBERT emphasizes several distinctive characters: the broad, almost entire crest at the tips of the bractlets, the mostly very distinct, oblong green spot on the back of the tepals; the flowers are generally smaller than in *G. celosioides*, this being probably the character of least value. Provisionally, I am referring this taxon to *G. celosioides* as a very distinct variety. SEUBERT describes the flowers as white. I have seen specimens otherwise clearly belonging here, but according to the collector's field notes with pink or pinkish flowers. In view of the somewhat uncertain status of this taxon, I do not consider it practical for the present to describe these variants as distinct.

14. Gomphrena desertorum Mart.

Nova gen. sp. plant. Bras. 2: 3 (1826).—Type: *Martius 2793*, Brazil, Bahia (M!).

Gomphrena rodantha Moq. in DC., Prodr. 13 (2): 414 (1849).—*Gomphrena desertorum* var. *rodantha* (Moq.) Stuchl., Feddes Repert. 11: 161 (1912).—Type: *Gardner s.n.*, Brazil, Goiás (G-DC).

Gomphrena rodantha was based on two GARDNER collections, no. *3963* and *3965*; of the former collection I have seen the material in BM and K, but I have not seen material of the second number. While the GARDNER collection certainly looks very different from the type material of *G. desertorum*, (being a straggling, weedy plant rooting from the lower nodes, as opposed to the trim MARTIUS specimen), the structure of the flowers and fruit appear to be identical, and as the differences in habit can be explained by differences in habitat, I agree with SIQUEIRA (1992) that the two can not be kept apart.

The following key can be used to distinguish the components of the *Gomphrena celosioides* complex and the species that are currently confused with it.

1. Tepals distinctly longer than bractlets .... **G. mucronata** Seub.
1'. Tepals shorter than, or at most as long as bractlets 2
2. Annual; spikes frequently in groups of 3; crest on back of bractlets laciniate, reaching almost from apex to base .... **G. serrata** L.
2'. Perennial; spikes solitary; bractlets mostly crested on upper third, crest rarely reaching below the middle, dentate to almost entire 3
3. Spikes 18-20 mm diametre, not growing appreciably in length during flowering; tepals 5.5-7.5 mm long; anthers 2-3 mm long, style very short (0.1 mm) and thick .... **G. desertorum** Mart.
3'. Spikes smaller, 10-15 mm diametre, growing continuously in length during flowering; tepals 4-5.5 mm long; anthers 1 mm or less; style 0.3-0.5 mm long .... **G. celosioides** Mart.
   A. Crest on bractlets usually not more the 0.2-0.3 mm broad, dentate, or reduced to a tow of teeth, or bractlets without crest .... var. **celosioides**
   A1. Flowers white or whitish .... fa. **celosioides**
   A2. Flowers yellow .... fa. **aureiflora** (Chod.) Pedersen
   A3. Flowers pink or purplish .... fa. **roseiflora** (Chod.) Pedersen
   A'. Crest on bractlets 0.5-1 mm or more broad, usually minutely serrulate or almost entire .... B
   B. Tepals ± 4 mm long, usually with a conspicuous green spot on back, 3 outer truncate and dentate or 2-fid at apex .... var. **fallax** (Seub.) Pedersen
   B'. Tepals 5-5.5 mm long, without any spot on back, all acute .... var. **hygrophila** (Mart.) Pedersen

15. Gomphrena elegans Mart.

Nova gen. sp. plant. Bras. 2: 17 (1826).

The holotype can not be located. A specimen in M, purportedly collected by MARTIUS in the state of Bahia, corresponds to the traditional concept of the species, and is therefore designated as the lectotype.

15b. Gomphrena elegans var. orientalis Pedersen, var. nov.

A var. eleganti *recedit statura humiliore caule omnino herbaceo foliis plerumque angustioribus lanceolatis utrinque acutis indumento depauperato. a var. persimili* mesopotamica Pedersen *foliorum forma tantum.*

TYPE.—*Pedersen 16184*, Rep. Oriental del Uruguay, Dpt. Salto: near Termas del Arapey, Grassland on clay, 15 Jan. 1995 (holo-, C).

PARATYPES.—BRAZIL: *Lindeman, Deiro & Gonçalves 7016*, State of Rio Grande do Sul, municip. Bagé: Passo dos Enforcados, 73 km NE of Bagé. Wood on steep bank of Rio Camaquá, 5 Mar. 1981, "Herb, flowers white" (U); *Pedersen 11663*, Munic. Quaraí: Coxilha de Japejú, Roadside and grassland on medium dry ground, 27 Jan. 1977 (C); *Pedersen 11394*, Munic. Uruguaiana: Pindal, BR-290 km 529, where the road to Livramento turns off, Roadside; 8 Nov. 1976 (C); *Pedersen 12553*, Road from Uruguaiana to Quaraí, by the Arroio Garupá. Moist, loamy soil, mainly where protected by low shrubs or coarse grass, 27 Nov. 1979 (C).—URUGUAY: *Pedersen 13897*, dpt. Artigas: near Baltazar Brum, on the bank of a little stream, 22 Mar. 1984 (C); *Rosengurtt B-7203*, Yuquerí, río Cuareim, en rastrojo, 5 Feb. 1958 (C).

This taxon could be considered a narrow-leaved form of the variety *mesopotamica* Pedersen from

northern Entre Ríos and southern Corrientes in the Argentine, and my no. *12553* was originally determined as such. They are recognized as distinct, however, because the variety *orientalis* appears to be restricted to Northern Uruguay and the South of the Brazilian State of Rio Grande do Sul, and also because all the material cited above is so remarkably similar. I have named the variety for the full name of the country where the type was collected, República Oriental del Uruguay.

16. Gomphrena martiana Gill. ex Moq.

In DC., Prodr. 13 (2): 400 (1849).—Type: *Gillies s.n.*, Argenrine, Prov. San Luis (holo-, K!).

Gomphrena martiana var. martiana fa. martiana

Gomphrena martiana var. *microcephala* Suess., Mitteil. Bot. Staatssamml. München 1: 5 (1950).—Type: *Malvarez 444*, Argentine, prov. Salta (holo-, M!).

The flowers of the type of *Gomphrena martiana* var. *microcephala* are similar to those of the type of the species, and I consider any difference in size of the flower-heads of no taxonomic significance. The tepals of rhe type are hairy, and it should thus be placed in the form *martiana*, as opposed to the fa. *austrina* Pedersen which has glabrous tepals.

16b. Gomphrena martiana var. glutinosa (R.E. Fr.) Pedersen, comb. nov.

Gomphrena glutinosa R.E. Fr., Ark. Bot. 16: 28 (1920).—Type: *Fries 1669*, Bolivia, Gran Chaco (S!).

When FRIES described *Gomphrena glutinosa*, he only knew *G. martiana* from the description. The description of *G. glutinosa* fits *G. martiana* very well, including the peculiar filaments with divergent lateral lobes, which so captivated his attention, the only salient difference being the glandular leaves of the former, which is not sufficient to justify recognition at the species level.

This variety reaches far into the Chaco region of Paraguay and Bolivia, and seems in many places to be more common than the typical variety.

17. Gomphrena mucronata Moq.

In DC., Prodr. 13 (2): 413 (1849).—*Gomphrena desertorum* var. *mucronata* (Moq.) Stuchl., Feddes Repert. 11: 161 (1912).—Type: *Lund s.n.*, Brazil, São Paulo (holo-, not seen; three isotypes in C!).

Gomphrena desertorum var. *mucronata* fa. *ramosissima* Stuchl., Feddes Repert. 11: 162 (1912). Based on two specimens from Brazil, a *Martius* specimen from Minas Gerais, and *Riedel 2229* from Rio Grande, of which latter I have seen a duplicate in C.

Both in vegetative features, including very narrow, usually densely hairy, conspicuously mucronate leaves, and in floral structure the tepals being distinctly longer than the bractlets, the hairs at their base straight, nor woolly, and the stamens exceptionally long-exserted at maturity (top part with anthers mostly lost in herbarium specimens), this species differs markedly from both *G. desertorum* and *G. celosioides*, and is worthy of recognition.

From the description, and from the specimen seen, I consider the form *ramosissima* Stuchl. worthless.

18. Gomphrena paraguayensis Chod.

Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 1: 432 (1901), description only, no material cited; l.c. 3: 388 (1903).—*Gomphrena elegans* Mart. var. *paraguayensis* (Chod.) Holzh., Mitteil. Bot. Staatssamml. München 2: 223 (1956).—Type: *Hassler 4110*, Paraguay (lecto-, G!, here designated).

Gomphrena elegans Mart. var. *gracilior* Chod., Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 3: 388 (1903).—Type: *Hassler 3202*, Paraguay (G!).

Gomphrena elegans Mart. fa. *microcephala* Suess., Mitteil. Bot. Staatssamml. München 1: 5 (1950).—*Gomphrena elegans* Mart. var. *microcephala* (Suess.) Holzh., Mitteil. Bot. Staatssamml. München 2: 223 (1956).—Type: *Schwindt 632*, Argentine, Prov. Misiones (holo-, M!; iso-, LIL!).

Later authors have without exception chosen not to recognize *G. paraguayensis* at the specific

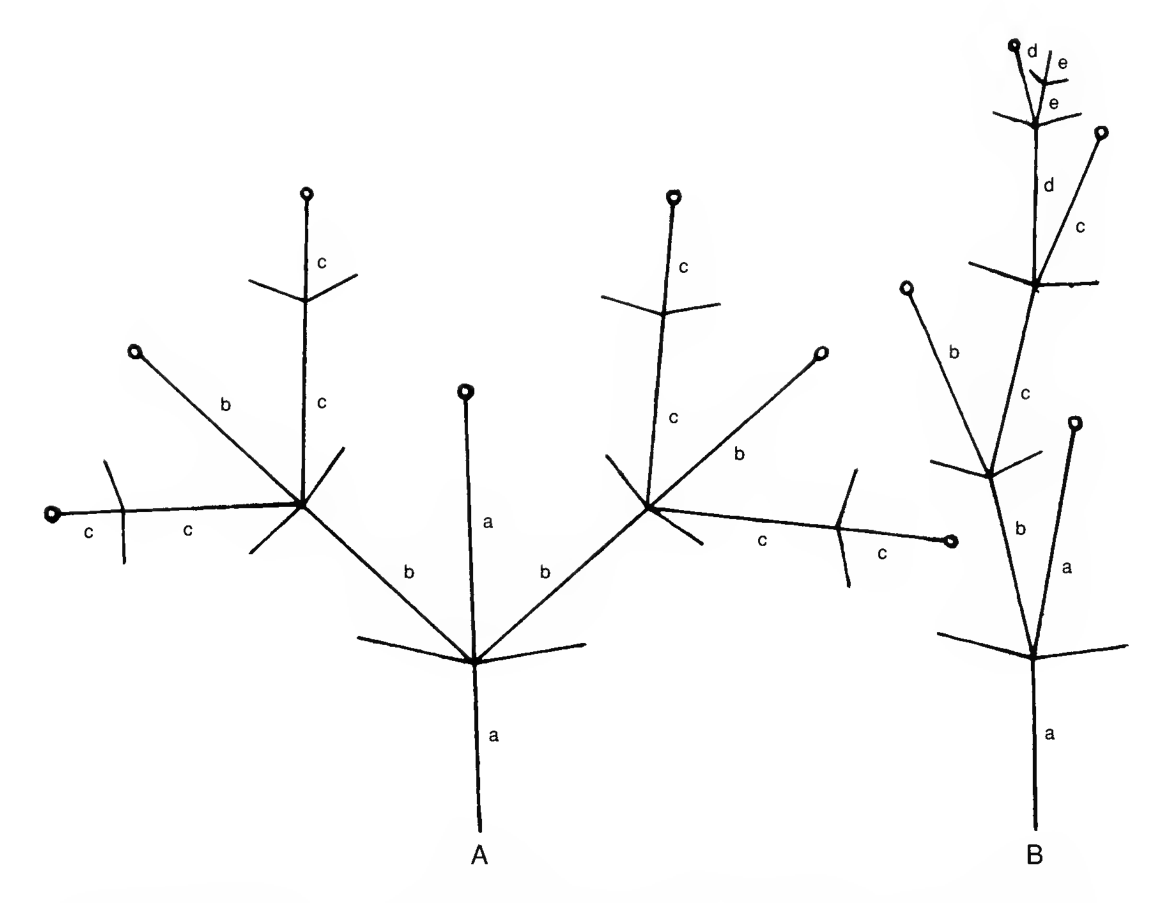


Fig. 5.—Plan of inflorescence: **A**, ***Gomphrena elegans*** Mart.; **B**, ***Gomphrena paraguayensis*** Chod. Successive shoot generations marked a-b-c-d-e.

level. HOLZHAMMER recognized all three taxa, reducing *G. paraguayensis* to a variety of *G. elegans*, and elevating (perhaps unconsciously?—no reasons given!) SUESSENGUTH's fa. *microcephala* to varietal rank.

There is good evidence to support keeping *G. paraguayensis* distinct from *G. elegans* at specific level. In *G. elegans* (Fig. 5A) the flower-heads, when not solitary and terminal, are grouped in a dichotomous cyme with leafy, upwards much reduced prophylls; in *G. paraguayensis* (Fig. 5B) they are grouped in a zig-zag shaped structure, with normally only one of the two prophylls of a flower-head supporting an axillary head. Moreover, the flowers of *G. paraguayensis* are distinctly smaller, though otherwise not much different from those of *G. elegans*, and the leaves more densely hairy, manifestly tomentose beneath. Finally, the two are ecologically distinct, *G. elegans* being typically a river-side plant, growing on low, frequently flooded ground, where it may form low thickets, up to 1 m or more high of entangled, often softly woody branches, whereas *G. paraguayensis* is mostly found on higher ground, in not too dense woodland or rough grassland and scrub; though provided with a woody stock, the flowering shoots are herbaceous throughout.

A very similar plant is found in the drier parts of the Chaco.

18b. Gomphrena paraguayensis Chod. subsp. **chacoensis** Pedersen, **subsp. nov.**

A subsp. paraguayensi *recedit praecipue caule foliisque haud tomentosis, sed pilis vix vel brevissime ramosis exiliter vestitis.*

Teste collectoris herba perennis ad 60 cm alta intricate ramosa. Radix deest. Caulis novellus pilis perpaucis 0.2-0.25 mm longis 2-4-septatis ad septum imum saepe brevissime verticillato-ramosis vestitus, mox glaber. Folia (in specimine suppetanti pro parte maxima manca) eis ssp. paraguayensis similia, sed indumento depauperato, utrinque exiliter pilosa tantum, pili paginae inferioris parce verticillato-ramosi. Flores in spicastris globosis pedunculatis congesti, hae ut in ssp. paraguayensi in cyma flexuosa dispositae: bractea floris 1.6-1.8 mm longa, ovata, acuta, pilosa; bracteolae 1.85-2 mm longae, ovato-orbiculares obtusae acutiusculaeve; tepala 3-3.5 mm longa, acuta, basi dorsi pilis longis crispis vestita, sursum pilosiuscula; stamina post anthesin ad 2.6 mm longa antheris large millimetralibus; germen ad 0.6 mm longum, turbinatum, stylo ad 0.2 mm stigmate bilobo ca. 0.35 mm longo. Utriculus ca. 1 mm longus, oboviformis.

TYPE.—*Brunner 1224*, Paraguay, dpt. Chaco: Parque Nacional Defensores del Chaco, alrededores de Madrejón, 20°40'S, 59°50'W. Bosque seco y spinoso de hasta 15 m de altura. Suelo arcilloso con poco drenaje, relieve plano. Agua permanente en tajamares. Lugar húmedo, 17 Feb. 1985. "Hierba de hasta 60 cm de altura, quebradiza. Inflorescencias blancas" (holo-, G).

This plant is known only from the type collection. In general aspect, it is very similar to *Gomphrena paraguayensis*, differing mainly in the nature of the indument. Although the material at hand is insufficient to form a definite opinion on its status, the remote locality, and the very thinly hairy leaves, as opposed to the white-tomentose underside of those of the subsp. *paraguayensis*, have prompted me to describe it as a distinct subspecies.

19. Gomphrena pohlii Moq.

In DC., Prodr. 13 (2): 403 (1849).—Type: *Pohl 2957*, Brazil (holo-, W, presumably lost; iso-, P!).

19b. Gomphrena pohlii var. **hassleri** (Chod.) Pedersen, **comb. et stat. nov.**

Gomphrena hassleri Chod., Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 1: 432 (1901).—Type: *Hassler 5816*, Paraguay (holo-, G!).

The differences between the two varieties of *Gomphrena pohlii* are admittedly very slight, and the two have been combined by SIQUEIRA (1992). The leaves of *G. pohlii* var. *pohlii* are broadly ovate to nearly orbicular, rounded at apex, the larger ones 9-nerved, while in var. *hassleri* the leaves are narrower, oblong or oblong-elliptic, generally acute, and mostly penninerved. The inflorescence is more or less the same in both varieties, possibly the hypsophylls in var. *hassleri* tend to be more reduced. While the bractlets of the flowers in the typical variety are entirely devoid of a crest (for this reason, many authors have, wrongly in my opinion, placed this taxon in the section *Gomphrenula* Seub.), there is nearly always a narrow crest on the back of the bractlets of the variety *hassleri*, from slightly below the tip to around the middle. The two entities are usually fairly easily told apart at sight, and I believe that they are best distiguished at varietal level, as their ranges apparently do not overlap: *G. pohlii* var. *pohlii* extends over central-south Brazil, as far west as the State of Mato Grosso, while the var. *hassleri* is mainly found in northern Paraguay, penetrating a little into the South of Mato Grosso do Sul.

20. Gomphrena spissa Pedersen, **sp. nov.**

Herba verisimiliter annua confertim ramosa ut videtur decumbens ramis ad 10 cm longis. Radix tenuis ad 0.2 cm crassa parce ramosa ultra 7 cm longa aliquam torta. Caulis 0.1-0.25 cm crassus, teres, ± dense pilis 1-1.5 mm longis simplicibus, patentibus aut ± antrorsis vestitus. Folia 2-3 cm longa petiolo ad 0.5 cm annumerato, 0.5-1 cm lata, elliptica, oblonga lanceolatave, raro obovata, acuta, in petiolum sensim angustata, obsolete penninervia, ad 0.5 mm longe mucronata, utrinque pilosa. Flores in spicastris brevipedunculatis vel subsessilibus congesti, hae solitariae vel saepe ternae aut interdum plures in capitulis bracteis foliaceis eis aliquot longioribus involucratis dispositae: bractea floris scariosa ca. 3 mm longa, ovata, acuta, uninervia, mucronata, glabra; bracteolae ut bractea scariosae, ca. 5.7 mm longae, anguste ovatae, acutae acuminataeve, valde concavae, superne paene naviculares, uninerviae, haud mucronatae, glabrae; tepala tenacius scariosa, 3.5-4 mm longa, exteriora tres plerumque quam interiora duo sat longiora, multo latiora, haec plicata, videntur acuta, sed

re vera vulgo apice paullo decurtata, omnia trinervia, haud mucronata, dorso ad medium usque villosa; stamina antheris ca. 1 mm longis includentibus ca. 3.5 mm longa filamentorum tres partes inferiores connatae cupulam urceolatam ore constrictam efficientes, duo partes superiores liberae, apice breviter trilobulata, lobulo antherifero quam lateralibus semiorbiculatis vulgo paullo longiore; germen ca. 0.5 mm longum, ovoideum, stylo ad 0.2 mm stigmateque bipartito ad 0.7 mm longo instructum, ovulo supra medium loculi inserto. Fructus ad 2 mm longus 1.5 mm latus, late ovoideus perianthio inferne ad maturitatem cartilaginescente inclusus. Semen ca. 1.5 × 1.4 × 1 mm, compresso-ovoideum, avellaneum, funiculo paullo infra apicem inserto. Embryo hippocrepicus foliis paullo latioribus quam radicula dimidio longioribus.—Fig. 6.

TYPE.—*Brooke 5248*, Bolivia, dpt. Oruro, Aguas de Castillos (suburb of Oruro), 12000 ft., on plain, 1 Mar. 1949 (holo-, BM).

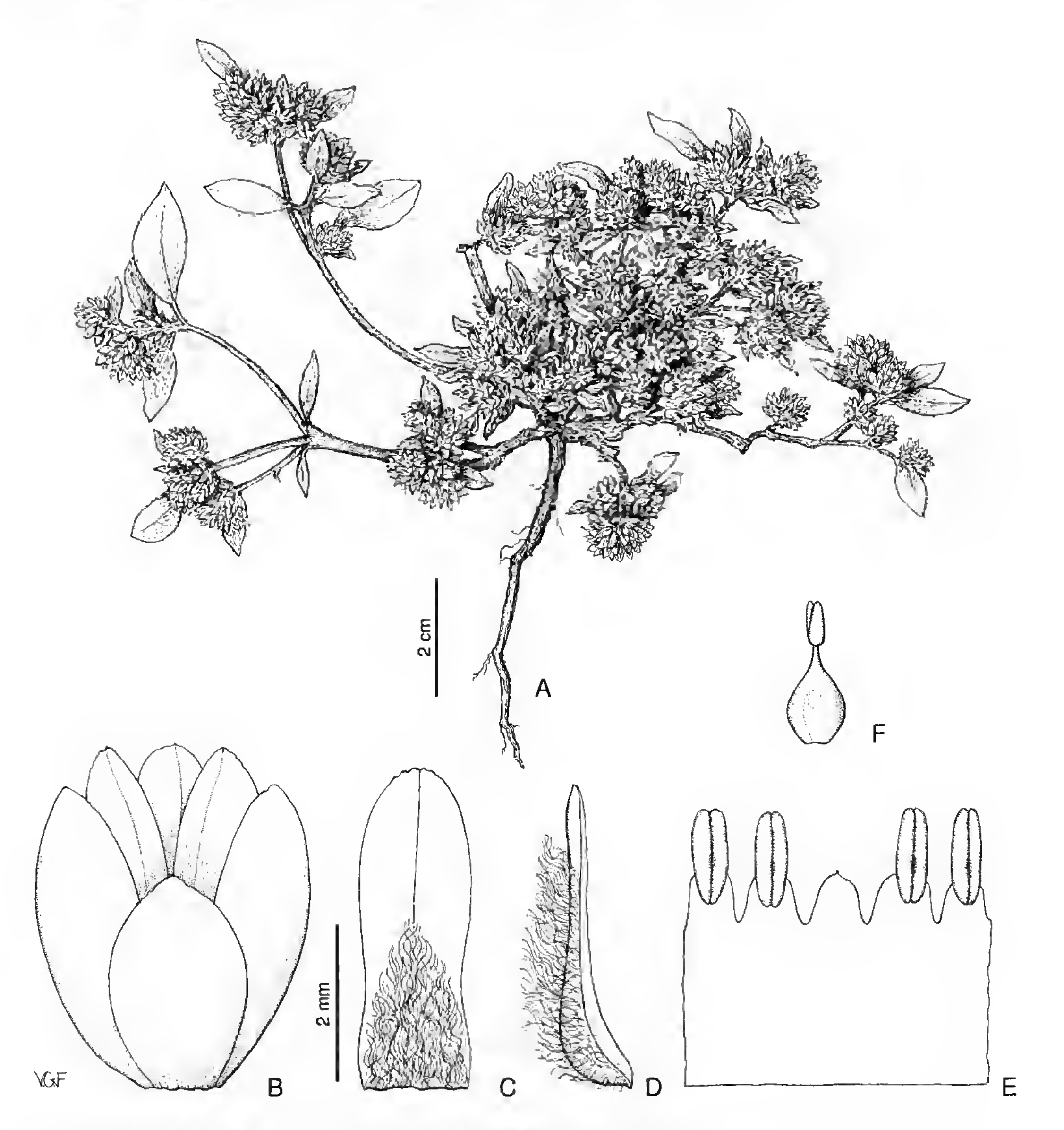


Fig. 6.—***Gomphrena spissa*** Pedersen: **A**, habit; **B**, flower within its bract and bractlets; **C**, outer tepal, seen from back; **D**, inner tepal, seen from side; **E**, androecium; **F**, gynoecium. (*Brooke 5248*, BM).

PARATYPES.—BOLIVIA: *Asplund 3178*, dpt. Oruro, prov. Cercado: Oruro, ca. 3700 m, 29 Mar. 1921 (UPS); *Asplund 3230*, Prov. Challapata: ca. 3750 m, 30 Mar. 1921 (UPS).

This species, with *G. boliviana*, *G. martiana*, and *G. platycephala*, forms a natural group, characterized by being annual, often weedy plants of sprawling habit, with scant indument, flowers fairly large with indurate tepals at maturity, grouped in long-pedunculate composite heads surrounded by an involucre of leafy bracts. They have bractlets without a crest, 3-nerved tepals, filaments free for about half their length, very shortly or not at all lobulate at apex, ovary with a short style and long, bipartite stigma. They are all found in the mainly arid and semi-arid regions of central South America from a little N of the Tropic of Capricorn to extreme northern Patagonia. The species of this group known at present can be distinguished by the following key:

1. Tepals mostly obtuse; inflorescence mostly composed of three or more distinct spikes grouped in a dense, dichotomic cyme or loose head .... **G. spissa** Pedersen
1'. Tepals acute; inflorescence condensed in a head composed of sessile or sub-sessile spikes 2
2. Involucral bracts 2-3, rarely more, two of them conspicuously longer than the third, much longer than the sub-sessile spikes borne in their axils; bracts, bractlets, and tepals scarious, often almost pellucid .... **G. platycephala** R.E. Fr.
2'. Involucral bracts usually 5 or more, not conspicuously unequal; heads dense, all spikes sessile; bracts, bractlets, and tepals rather papery, not pellucid 3
3. Floral bract very short, less than one-half as long as the bractlets .... **G. martiana** Gill. ex Moq.
   A. Plant not glandular .... var. **martiana**
      A1. Tepals hairy .... fa. **martiana**
      A2. Tepals glabrous .... fa. **austrina** Pedersen
   A'. Plant glandular .... var. **glutinosa** (R.E. Fr.) Pedersen
3'. Floral bract more than one-half to almost as long as the bractlets .... **G. boliviana** Moq.
   A. Involucral bracts usually much longer than flower-head; floral bract nearly as long as bractlets .... var. **boliviana**
      A1. Tepals all hairy .... fa. **boliviana**
      A2. Two inner tepals densely hairy on back, three outer glabrous, or inner abaxial ± hairy on covered side .... fa. **robusta** (Hicken) Pedersen
      A3. All tepals glabrous .... fa. **leiantha** Pedersen
   A'. Involucral bracts scarcely surpassing flower-head; floral bract usually about two-thirds as long as bractlets .... var. **tarijensis** (R.E. Fr.) Pedersen

21. Gomphrena tomentosa (Griseb.) R.E. Fr.

Ark. Bot. 16: 31 (1920).—*Gossypianthus tomentosus* Griseb., Symb. fl. arg.: 35 (1879).—Type: *Lorentz & Hieronymus s.n.*, Argentine, Prov. Catamarca (holo-, GOET!).

21b. Gomphrena tomentosa var. monticola Pedersen, var. nov.

Herba perennis radice palaris foliis basi rosulatis e quorum axillis rami foliati floriferi oriuntur, a var. tomentosa *recedit statura minore, foliis basalibus diu persistentibus (in var.* tomentosa *plerumque fugaces, in herbariis absentia), necnon et praecipue tepalis dorso calvis insigniter umbrino maculatis maturitate fructus induratis.*

TYPE.—*Pedersen 15343*, Argentina, Prov. Tucumán, dpt. Tafí: Infiernillo (± 3000 m), about 5 km W of the summit, dry slopes with numerous shrublets, on loose sand or gravel, 26 Mar. 1989 (holo-, C; iso-, CTES, MBM).

PARATYPE.—*Olrog s.n.*, Argentine, Prov. Tucumán, dpt. Tafí, Jan. 1956 (S).

The more slender habit, long-persistent basal leaves, and in particular the brown, glabrous spot on the back of the tepals, which are indurate at maturity, all justify the segregation of this entity, at least at varietal rank.

22. Gomphrena triceps Pedersen, sp. nov.

Herba manifeste perennis humilis radice palari caudice ramoso ut videtur humo obtecto e quo rami decumbentes

ad 20 cm longi oriuntur: folia 1-4 cm longa, elliptica oblanceolave, acuta, superne parce, subtus copiosius villosa. Flores in spicastris densis plerumque ternis basi bracteis foliaceis duabus involucratis: bractea floris scariosa, 3-3.5 mm longa, ovata, acuta, brevissime mucronata; bracteolae ut bractea, 5-6 mm longae, naviculares, apice sub-falcatae, summa tertia parte dorsi crista denticulata ± 0.25 mm lata munitae: tepala tenaciter scariosa, maturitate inferne cartilaginea, 6-7 mm longa, quam bracteolae longiora, linearia, acuta, exteriora tria plana,

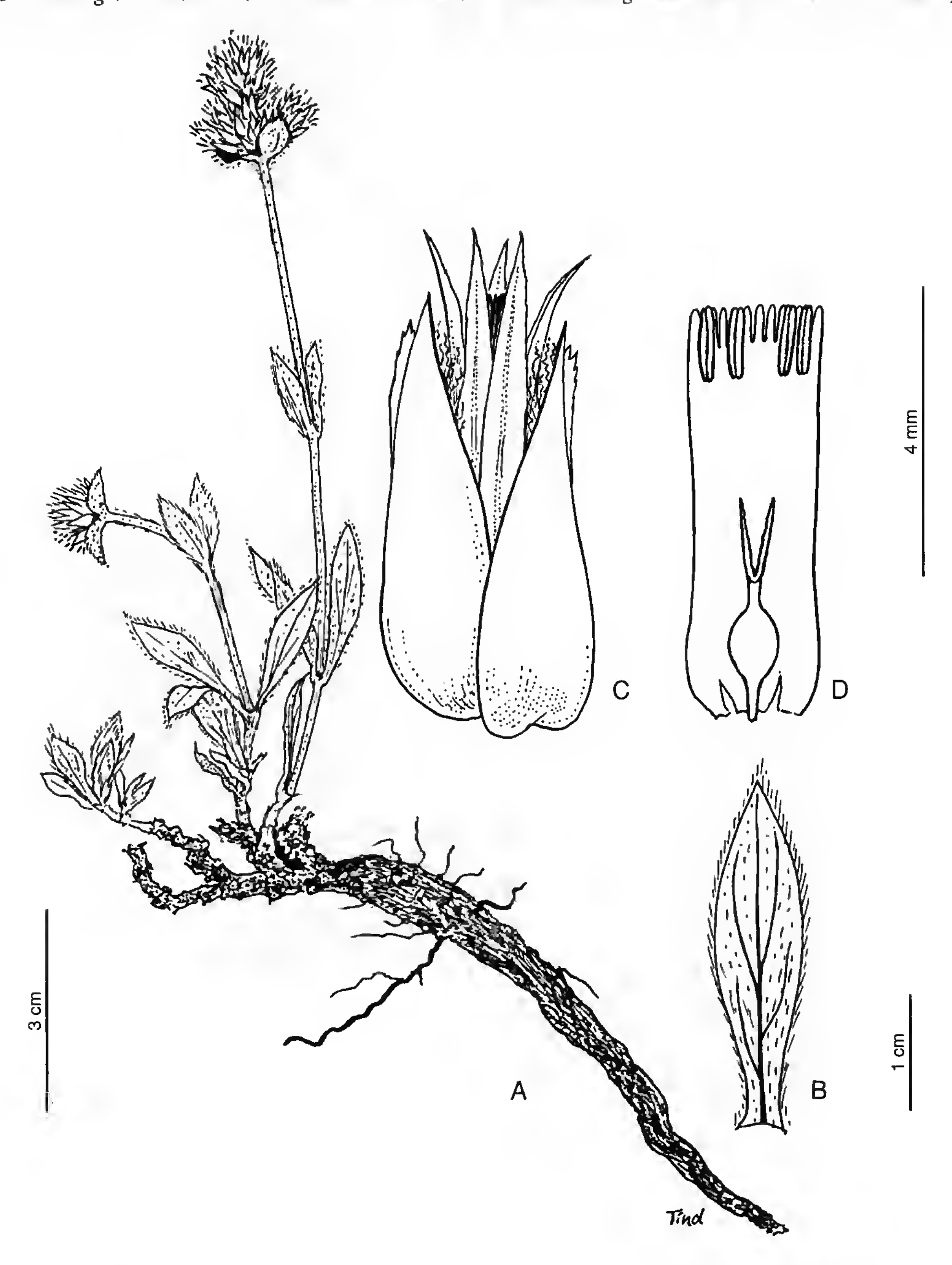


Fig. 7.—***Gomphrena triceps*** Pedersen: **A**, habit; **B**, leaf; **C**, flower within its bractlets; **D**, androecium and gynoecium. (*Pedersen 11616*, C).

duo interiora concava inferne ventriculosaque, omnia uninervia, exteriora tria basi in dorso lanata, sursum glabra, duorum interiorum dorsi duabus partibus inferioribus lana brunnea obtectis, summis tribus glabris; stamina apices tepalorum vix attingentia, antheris ca. 1 mm longis munita, filamentis ad fundos antherarum connatis, trifidis; lobulo antherifero brevissimo, lateralibus verticibus antherarum aequantibus.; germen stylo ca. 0.5 mm longo stigmateque ca. 1 mm instructum. Utriculus ovoideus apice truncato. Semen ca. 2 × 1.5 × 1 mm, compresso-ovoideum, castaneum.—Fig. 7.

TYPE.—*Pedersen 11616*, R.O. del Uruguay, dpt. Tacuarembó, ROU-5 km 276, grassland on clay, mostly on rather low ground, wet after a heavy rain, 23 Jan.1977 (holo-, C).

In general aspect, this plant is remarkably similar to *G. celosioides*, and at first I assumed that it was a form of that species. In particular because of the tepals exceeding the bractlets, a character emphasized by HOLZHAMMER (1955-56) and other authors, in the end I have come to the conclusion that its nearest relatives are to be sought within the *G. pulchella* group.

23. Iresine latifolia (Mart. & Gal.) Hook. f.

In Benth. & Hook. f., Gen. plant. 3: 42 (1880).—*Gomphrena latifolia* Mart. & Gal., Bull. Acad. Roy. Bruxelles 10 (4): 9 (1843).—Type: *Galeotti 520*, Mexico, Oaxaca.
Achyranthes calea Ibañez, La Naturaleza 4: 76 (1878).—*Iresine calea* (Ibañez) Standl., Contrib. U. S. Nat. Herb. 18: 94 (1916).—Type: La Naturaleze 4, Tab. 3.

MOQUIN-TANDON in DC., Prodr. 13 (2): 351 (1849) cites "Iresine latifolia D. Dietr. syn. pl. I, p. 870, n. 5.", and again l.c.: 349 writes "I. latifolia D. Dietr. = Alternanthera pulverulenta". Because of this apparent anterior homonym, STANDLEY applied another name, making the combination under *Iresine* based on a somewhat dubious species described by IBAÑEZ. This substitution is, however, unnecessary: DIETRICH makes no mention of *Iresine latifolia* on the page indicated, nor have I found that name used anywhere else by DIETRICH or others. The possibility to use the name *Iresine latifolia* for this

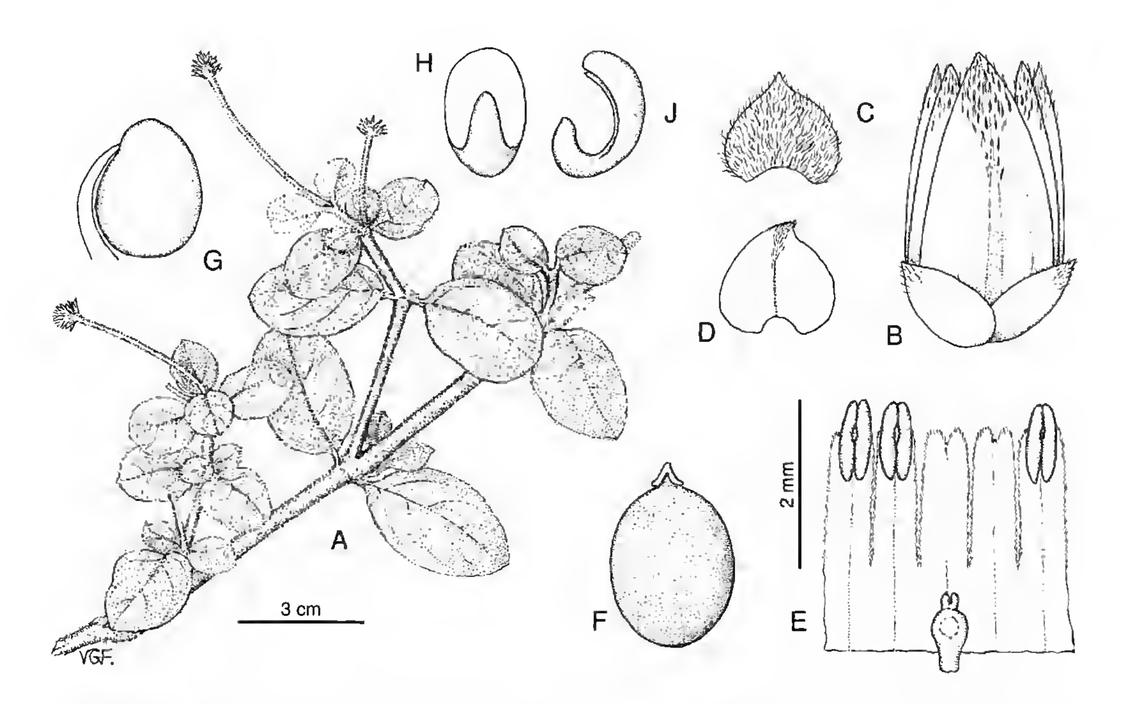


Fig. 8.—***Pfaffia minarum*** Pedersen: **A**, habit; **B**, flower; **C**, bract; **D**, bractlet; **E**, androecium and gynoecium; **F**, fruit; **G**, seed; **H** and **J**, embryo. (*Arbo et al. 4291*, CTES).

well-known Central American plant is all the more welcome, as STANDLEY admits never having been able fully to interpret IBAÑEZ' description, and based his identification on the elimination of all other possibilities.

24. Pfaffia minarum Pedersen, sp. nov.

Frutex vel suffrutex metralis ramosus internodiis 3-4 cm longis: caulis ad 0.4 cm crassus, teres vel novelli quadrangulares, grisaceo-tomentosus. Folia sub-sessilia, 2-4 × 1.5-2.5 cm, late ovata vel late elliptica, apice rotundata, basi saepe sub-cordata, penninervia, mutica, supra hirsuta, subtus ut caulis tomentosa. Flores in spicastris 20-60 mm longe pedunculatis oviformibus aetate elongatis, terminalibus spurie axillaribusve, solitariis aut 2-3-fasciculatis congesti, alabastra suprema spicastrae clausa dum inferiora maturitate diu dejecta sint: bractea ca. 1.3 mm longa, late ovata, modice acuminata, 1-nervia, mucronata, ferrugineo-lanata; bracteolae quam bractea aequilongae, orbiculato-cordatae, obtusae vel breviter acuminatae, valde concavae, 1-nerviae, oblique mucronatae, in vertice pilosiusculae; tepala ad 3 mm longa, oblonga anguste triangulariave, duo interiora quam tria exteriora angustiora paullo brevioraque, 3-nervia, mutica, dorso breviter pilosa, teste collectoris in vivo cremea (in sicco potius purpurescentia); stamina vix tepalis aequilonga antheris purpureo-violaceis ad 0.9 longis filamentis inferne ad medium connatis, sursum angustatis margine fimbriatis apice breviter 2-3 lobulatis, lobulus antherifer brevissimus, laterales vertices antherarum large non attingentes; germen stigmate subsessile sublobato munitum. Fructus (immaturus) oviformis, vertice sub-acutus.—Fig. 8.

TYPE.—*Arbo, Mello-Silva, Schinini & Souza 4291*, Brazil, Minas Gerais, mun. Conceição: 8 km SW de Conceição do Mato Dentro camino a Cardeal Mota 19°4'S, 43°27'W, 600 m. Borde de selva marginal con afloramientos rocosos, 17 May 1990. "Hierba 1 m alt, ramas flexuosas, inflorescencias blancas" (holo-, CTES; iso-, C).

PARATYPE.—*Hatschbach, Smith & Ayensu 28884*, Brazil, Minas Gerais, mun. Conceição do Mato Dentro: Rio S. Antonio, 18 Jan. 1972 (herb. PEDERSEN).

Very closely related to *P. townsendii* Pedersen, differing mainly in the shape of the leaves, and the smaller flowers.

25. Pfaffia ninae Pedersen, sp. nov.

Herba perennis radice palare percrasso vel tuberiforme caudiceque subligneso, subterraneo, breve, ramoso, e quo rami herbacei annui florigeri 15-30 cm alti 2-4 nodi vix ramosi oriuntur.

Caulis 0.15-0.175 crassus pilis 2-3 mm longis antrorse appressis spisse vestitus. Folia sessilia aut ima ad 0.2-0.25 cm longe petiolata, 1.6-6.2 × 1.1-3.15 cm, obovato-orbicularia late ovatave, obtusa, raro acutiuscula, penninervia, utrinque nervis tribus secundi ordinis, plerumque breviter mucronata, hirsuta. Flores in spicastris terminalibus aut rarissime axillaribus 160-245 mm longe pedunculatis oviformibus ad 13-15 mm crassis congesti: bractea scariosa ad 4 mm longa anguste ovata ovato-lanceolatave, acuta, concava, uninervia, vix mucronata, apice pilosa, decidua; bracteolae ut bractea, 3.4-3.7 mm longae, triangulares vel ovatae, acuminatae, sub-falcatae, concavae, uninerviae, mucronatae, summo dorso hirsutiores, cum perianthio vel antea deciduae; tepala quam bractea bracteolaeque magis tenaciter scariosa, 5.5-6 mm longa, 0.7-1 mm lata; tria exteriora quam duo interiora majora, oblonga, acuta, trinervia, mutica, dorso inferne pilis longis inferioris partes duas ad tres obtectantibus vestitae, superiorae tres-quinque partes densius appresso-pilosae, intus glabra; stamina post anthesin ad 5 mm longa antheris anguste oblongis 1.7-2 mm longis, filamentis inferne ad 1.5 mm longe connatis margine fimbriatis 3-lobulatis, lobulus antherifer dentiformis quam laterales in lacinias dissectas antheras superantes multo brevior; germen ad 1.5 mm longum elongato-obovitorme stigmate sessile depresso-pulviniforme emarginato. Utriculus large 5 mm longus, oviformis. Semen hepaticum, ca. 2.5 × 1.5 × 1.5 mm, oviforme, funiculo latere duabus tertiae partibus supra basin inserto. Embryo unciformis cotyledonibus valde concavis quam radicula duplo longioribus quadruplo latioribus.—Fig. 9.

TYPE.—*Pedersen 16266*, R.O. del Uruguay, dpt. Artigas: road (ROU-30) from Artigas to Tranqueras km 194. Stony grassland with some scrub, mainly along the road, 27 Jan. 1995 (holo-, C; iso-, CTES).

This species is probably related to *P. tuberosa* (Spreng.) Hicken, but has spikes that are usually solitary, only exceptionnally accompanied by a pair of lateral spikes (seen in a poor quality specimen with no flower-heads left) in the axils of much-reduced leaves. The flowers of *P. ninae* are larger, the bracts and bractlets a different shape; seen from a distance it is superficially similar to *P. gnaphaloides* (L. f.) Mart.

I dedicate this species to my wife who first saw it and, recognizing it as something unknown, in her enthusiasm trod on a loose stone, fell, and broke her arm.

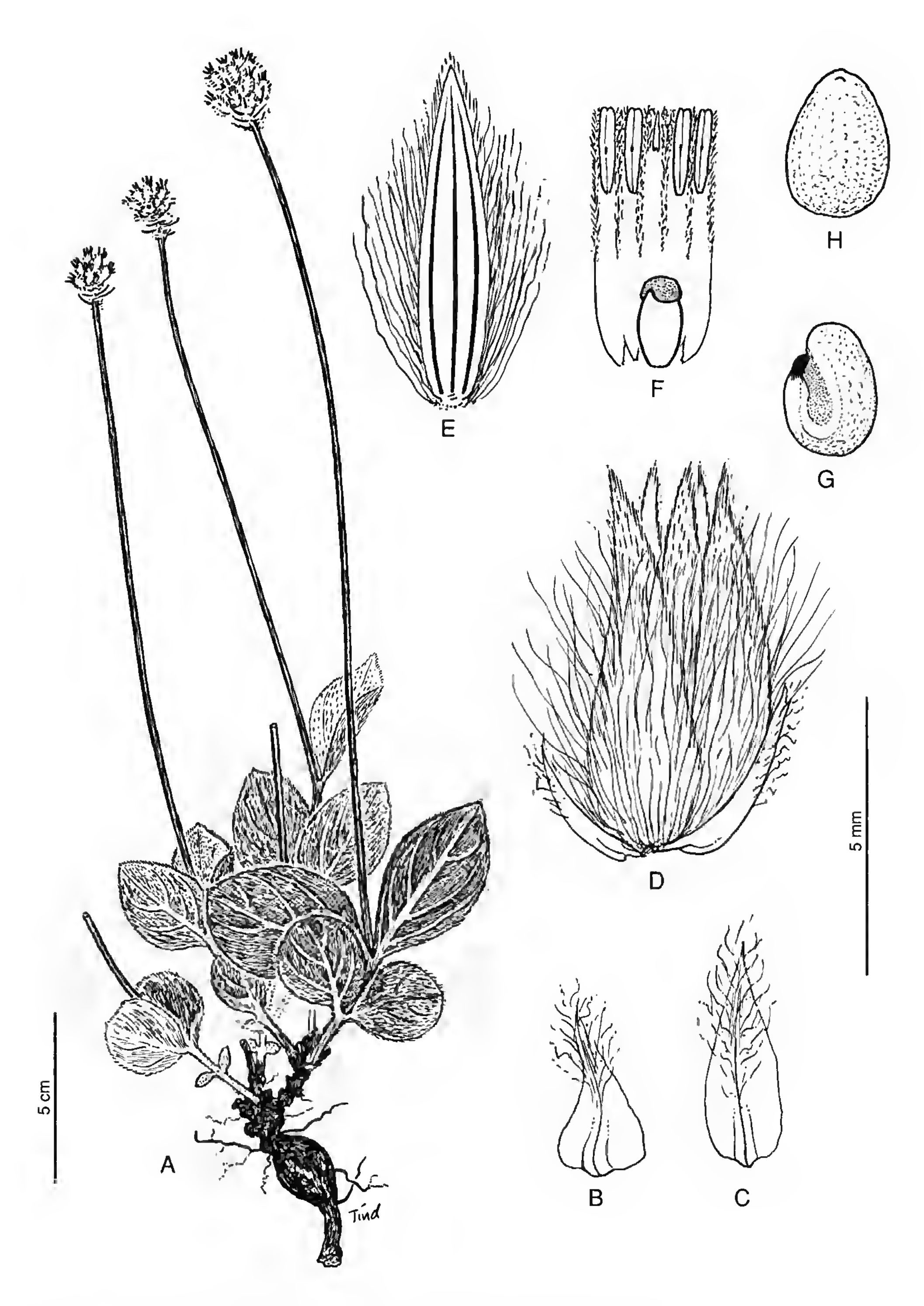


Fig. 9.—***Pfaffia ninae*** Pedersen: **A**, habit; **B**, bract, seen from back; **C**, bractlet, seen from back; **D**, flower within its bractlets; **E**, tepal, inside view; **F**, androecium and gynoecium; **G**, seed; **H**, fruit. (*Pedersen 16266*, C).

26. Pfaffia rotundifolia Pedersen, sp. nov.

Herba perennis caudice lignoso vel suffrutex ad 40 cm vel altior. Caulis 0.12-0.26 cm crassus, ad nodos parum incrassatus et juventute in vivo supra eos tumidus, pilis hyalinis 1-5.5 mm longis 5-11-articulatis simplicibus patentibus cum aliis brevioribus antrorso-appressis vestitus. Folia 2.5-6 × 1.8-5.5 cm cum petiolo decima pars toti, ovato-orbicularia, penninervia, mucronata, utrinque villosa. Flores in spicastris terminalibus, solitariis, 70-185 mm pedunculatis, hemisphaericis, 13-15 mm diametro congesti: bractea bracteolaeque floris scariosae, illa 2-2.3 mm longa, ovata, acuminata, mucronata, pilosa, hae ad 2,8 mm longae, ovatae, acutae modice acuminataeve, valde concavae, mucrone longo obliquo desinentes, dorso in nervo pilosae, cum perianthio maturitate deciduae; tepala scariosa, 4.5-5 mm longa, tria exteriora quam duo interiora majora, oblonga anguste oblongo-ovatave, acuta, trinervia, mutica, imo dorso pilis longissimis duas tertias partes obtegentibus, sursum appresse-pilosa, intus basi cincinno insigno ornata; stamina large 3.5 mm longa antheris anguste oblongis ad 1.5 mm filamentis fimbriatis ad tertiam partem connatis vertice breviter trilobulatis, lobulus antherifer subfimbriatus quam laterales in lacinias capillares soluti plerumque longior; germen ad 1 mm longum graciliter oboviforme cum stigmate sessili emarginato: ovulum summo loculo insertum. Fructus ignotus.—Fig. 10.

TYPE.—*Daly, Nee, Saldía, Hinojo & Villegas 6290*, Bolivia, dpt. Santa Cruz, prov. Chiquitos: Serranía de Santiago, 5 km East-North-East of Santiago de Chiquitos, ca. 18°19'S, 58°35'W, 700-800 m. Mostly open vegetation on a steep slope, with many suffrutices, some trailing vines, and occasional patches of low branching, gnarled trees to 8 m tall, 21 Nov. 1988, "Herb, inflorescences white, occasional" (holo-, C).

This species is probably related to *P. acutifolia* (Moq.) Stützer from North-Central Brazil, *P. elata* R.E. Fr. from Mato Grosso, *P. fruticulosa* Suessg. from Bolivia and northern Paraguay, possibly also to *P. tuberculosa* Pedersen from Bahia; with all these species it shares the presence of a tuft of hairs on the inside of the tepals, a character not seen in other species of the genus *Pfaffia*. From *P. acutifolia* and *P. fruticulosa* it differs mainly in the shape of the leaves, from *P. elata* in its much smaller size, smaller flowers, and always distinctly petiolate leaves; *P. tuberculosa* is a small, decumbent herb, in aspect very different from its possible larger, often suffrutescent relatives.

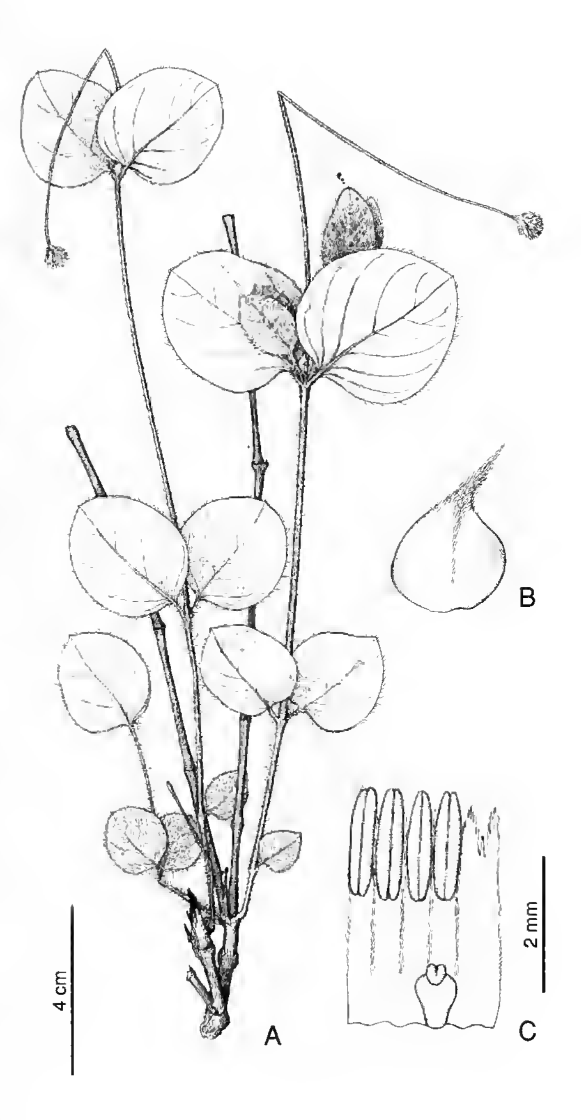


Fig. 10.—***Pfaffia rotundifolia*** Pedersen: **A**, habit; **B**, bractlet; **C**, androecium and gynoecium. (*Daly et al. 6290*, C).

27. Pfaffia sarcophylla Pedersen, sp. nov.

Herba manifeste perennis, erecta, vix metralis: radix deest. Caulis ut videtur sub-succulentus, in sicco caperatus, glaber praeter annulum pilosum ad nodos. Folia succosa carnosave, inferiora ad 0.4 cm petiolata, superiora sessilia, 3-8.5 × 0.5-2 cm, oblonga, plerumque acuta,

penninervia, haud mucronata, glaberrima. Flores in spicastris axe lanuginoso per anthesin ad 40 mm aucto congesti, floribus imis maturitate fructuum deciduis dum gemmis apicalibus vix evolutis, spicastrae 30-60 mm pedunculatis in dichasiis bis-ter vel ultra furcatis dispositae: bractea scariosa, ± 2 mm longa, ovata, acuta, conca-

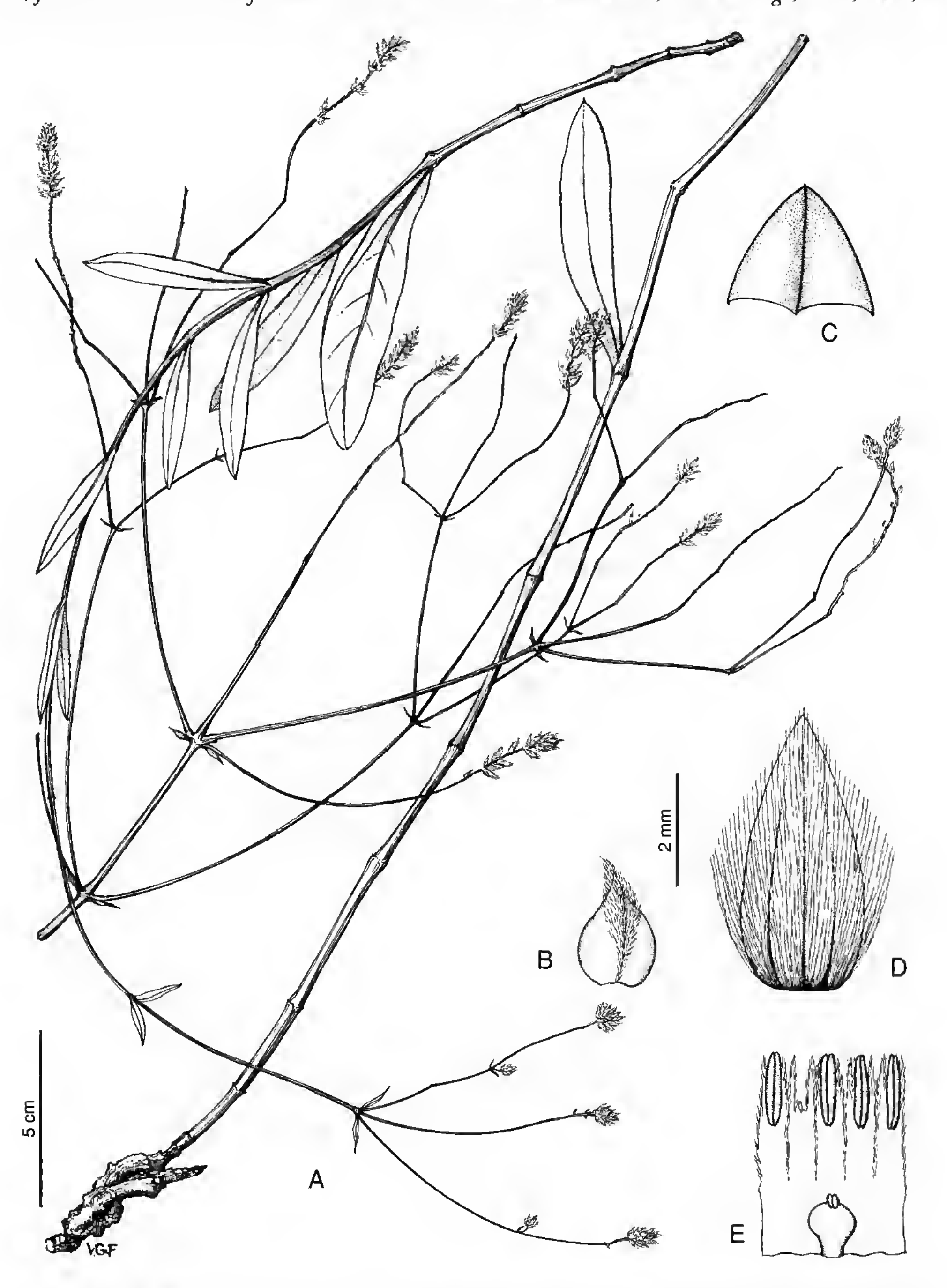


Fig. 11.—***Pfaffia sarcophylla*** Pedersen: **A**, habit; **B**, bractlet, seen from back; **C**, prophyll of composite inflorescence; **D**, outer tepal, back view; **E**, androecium and gynoecium. (*BRASPEX-234*, C).

va, uninervia, vix mucronata, glabra tenuiter pilosave, tardius decidua: bracteolae sat tenuiter scariosae, dispares, 1.75-2 mm longae, 1.5-2 mm latae, late ovatae, acutae modice acuminataeve et tum apice saepe sub-falcatae, valde concavae, uninerviae, muticae, dorso pilosae, cum perianthio deciduae; tepala tenaciter scariosa subcarnosave, 3.5-4 mm longa, oblonga, acuta, trinervia, mutica, villosa; stamina post anthesin 2.75-3.3 mm longa antheris 1.2-1.3 mm longis, filamenta ad tertiam inferiorem partem connata, longe ciliata, apice trilobulata lobulis lateralibus apicem antherarum attingentibus, antherifero breviter dentiforme multo longioribus; germen ± 1 mm longum, gracillime-obovifome, paene claviforme stigmate sessili depresso minime emarginato. Fructus absque stigmate persistenti ca. 2.6 mm longus, oviformis, subtiliter reticulatus. Semen ca. 2.4 × 1.5 × 1.5 mm, oviforme, profunde emarginatum latere ad duas partes supra basin ubi funiculus insertus est. Embryo unciformis cotyledonibus crasse concavis quam radicula triplo longioribus latioribusque.— Fig. 11.

TYPE.—*Reeves, Baker & Dias Ferreira BRASPEX-234*, Brazil, Goiás, mun. Niquelândia: southernmost ultramafic hill of Tocantinr complex, 800 m, herbfield in gully and lower part of fullslope. Rocky serpentine slope, 29 Apr. 1988. "Robust, erect, fleshy herb, woody at base, upper stem fleshy. White perianth with green streaks. Flower 5-lobed, filaments fused centrally, anthers free. Nickel accumulator" (holo-, C).

PARATYPES.—BRAZIL, Goiás, mun. Niquelândia: *Macedo 3658*, Macido, 26 July 1952, "Arbusto da Serra. Amarelas" (S); *Brooks, Reeves, Baker & Dias Ferreira BRASPEX-164*, Macido, ca. 15 km N of Niquelândia, 14°8'S, 48°23'W, S-facing hill slope, stable peridotite/dunite based scree & flat area below, ca. 500-800 m E of nickel workings, ca. 1000 m, campo, on hillside, 21 Apr. 1988, "Robust, erect, fleshy herb, woody at base, upper stem fleshy, flowers in terminal spikes, white perianth with green streaks, flower 5-lobed, filaments fused centrally, anthers free" (C); *Brooks & Reeves TMEX-559*, Macido, in the middle of Tocantine ultramafic complex, 12 km SSE of Macido near Ponte Alta, 4.9 km down southward running track along ridge, 14°25'S, 48°25'W, 1000 m, pyrexonite-peridotite, 20 June 1990, "Cfr. 501" (K); *Brooks & Reeves TMEX-653*, Macido, in the middle of Tocantine ultramafic complex, 0.7 km along South Ridge Road near excavation, 14°23'S, 48°25'W, 1000 m, peridotite-dunite, 22 June 1990, "Cfr. 501. One of the few plants colonizing metal-rich excavated areas. Appears to hyperaccumulate nickel (4)" (K); *Brooks, Reeves & Dias Ferreira TMEX-501*, southernmost ultramafic outcrop of the Tocantins complex, about 3 km from Niquelândia, 14°27'S, 48°26'W, 800 m, approx. half way up hill pyroxenite-peridotite, 15 June 1990, "Herb 50-150 cm white flowers, sprawling fleshy leaves, woody base (4)" [Tropical Metallophyte Expedition] (K).

This species is related to *P. tuberosa* (Spreng.) Hicken, from which it differs by its larger size, profusely branched inflorescence, fleshy leaves and stem, and by being almost completely glabrous.

28. Pfaffia tuberculosa Pedersen, sp. nov.

Herba certe perennis, humilis, diffuse ramosa internodiis 0.5-3.3 cm longis: radix palaris incrassata tuberculam ad 1 cm crassam efficiens. Caulis 0.1-0.2 cm crassus, teres, juventute densius pilis 0.75-1.5 mm longis ± patentibus vestitus, glabrescens. Folia 1-2.5 × 0.5-1 cm, vix vel breviter petiolata, elliptica aut late lanceolata, penninervia, mucronata, supra pilis ca. 1 mm longis sat dense vestita, subtus praecipue in nervis densius pilosa sub-tomentosave. Flores in spicastris solitariis terminalibus 15-55 mm pedunculatis globosis 10-12 mm diametro congesti: bractea tenuiter scariosa, pellucida, ca. 2.2 mm longa, 1.3 mm lata, ovata, acuminata, concava, uninervia, mucronata, dorso pilosa, persistens; bracteolae ut bractea, ca. 3 mm longae, ovato-cordatae, breviter acuminatae, valde concavae, uninerviae, oblique mucronatae, dorso in nervo pilosae, cum perianthio deciduae; tepala tenaciter scariosa, haud pellucida, 4.5-5 mm longa, ± 1 mm lata, oblonga anguste oblongo-ovatave, acuta, trinervia, mutica, imo dorso pilis longis undulatis duas partes inferiores obtegentibus, tertia pars suprema pilis brevioribus dense appressis vestita, intus basi cincinno ornata; stamina post anthesin ± 4.25 mm longa antheris luteis anguste oblongis ad 1.75 mm filamentorum tres partes inferiores connatae, quinque superiores laxius cohaerentes margine ciliatae, apice trilobata lobulo antherifero linearis lateralibus duplo longioribus in lacinias capillares solutis: germen vix 1 mm longum, claviforme, cum stigmate sessili profunde emarginato ad 0.2 mm longo. Utriculus absque stigmate persistente vix 2 mm longus, ca. 1.5 mm latus, oviformis. Semen ca. 1.7 × 1.5 × 1 mm, oviforme, funiculo latere paulum infra apicem inserto, hic emarginatum, coffeatum, ad umbilicum atro-fuscum. Embryo paene annularis cotyledonibus incurvatis quam radicula duplo longioribus.— Fig. 12.

TYPE.—*Harley, Stannard, Pirani & Furlan 27180*, Brazil, State of Bahia, municip. Paramirim: 4 km da cidade na estrada para Agua Quente, 13°26'S, 42°14'W, 640 m. Caatinga/campo rupestre. Solo arenoso entre pedras, perto do rio, em solo arenoso, pedregoso, 14 Dec. 1988, "Erva com sistema subterrâneo espêsso. Flores brancas" (holo-, K).

This is the only collection I have seen of this

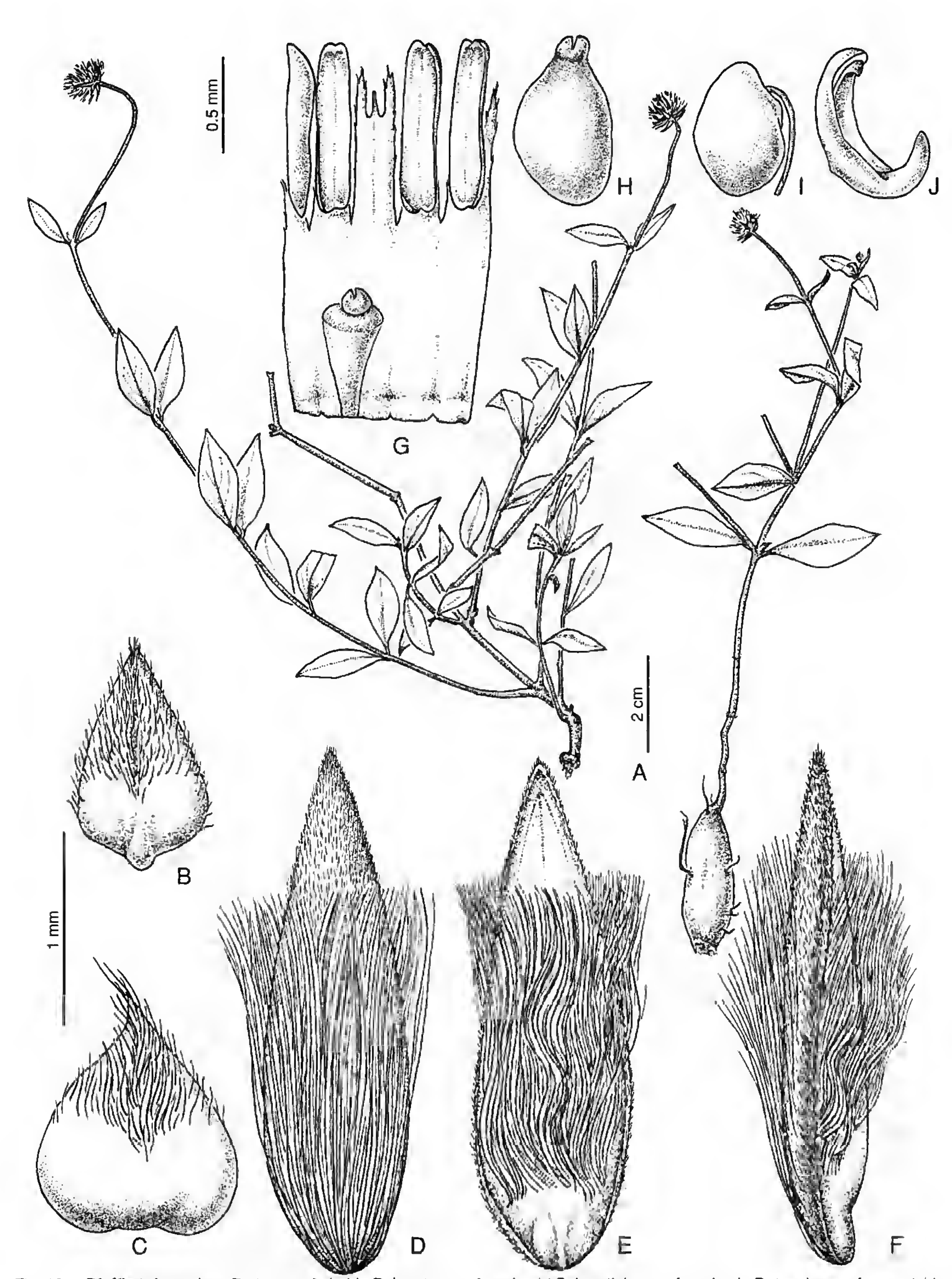


Fig. 12.—***Pfaffia tuberculosa*** Pedersen: **A**, habit; **B**, bract, seen from back; **C**, bractlet, seen from back; **D**, tepal, seen from outside; **E**, inside view of same; **F**, side view of same; **G**, androecium and gynoecium; **H**, fruit; **I**, seed; **J**, embryo. (*Harley et al. 27180*, K).

species. The tuft of hairs on the inner surface of the tepals is a character shared with *Pfaffia acutifolia* (Moq.) Stützer, *P. elata* R.E. Fr., *P. fruticulosa* Suess., and *P. rotundifolia* Pedersen, species found mainly in West-Central Brazil, Paraguay, and Bolivia. I do not know whether this feature has any systematic significance; if so, it would suggest that this little herb from eastern Brazil is a relative of these large, often suffrutescent plants.

29. **Pfaffia tuberosa** (Spreng.) Hicken

Apuntes Hist. Natural 2: 93 (1910).—*Gomphrena tuberosa* Spreng., C. Linn. Syst. vag., ed. 16, 1: 823 (1825).—Type: *Sellow s.n.*, Montevideo (not seen).

29a. **Pfaffia tuberosa** subsp. **tuberosa** fa. **rubella** Pedersen, **fa. nov.**

A fa. tuberosa *recedit floribus rubescentibus.*

TYPE.—*Pedersen 15575*, Argentina, prov. Corrientes, dpt. Curuzú Cuatiá: Highroad RA-14, near the bridge on the Arroyo Timbó. Grassland by the roadside, 18 Nov. 1990, "flowers a faint pinkish" (holo-, C).

PARATYPES.—ARGENTINE: *Schinini, Cáceres & Quarín 21692*, Prov. Corrientes, dpt. Curuzú Cuatiá: 4 km E de Curuzú Cuatiá, ao. Curuzú Cuatiá, Paso de las Niñas. En campo, 12 Nov. 1981, "Erecta, flores rosadas" (CTES); *Pedersen 15640*, Prov. Entre Ríos, dpt. Federación: estancia Buena Esperanza, 27 Feb. 1991 (C).—URUGUAY: *Pedersen 13891*, dpt. Artigas: near Masoller, rough grassland, shallow soil on rocky ground, 2 Mar. 1984, "flowers pink" (C); *Pedersen 15646*, dpt. Salto: Highroad ROU-31, by the bridge on the R. Itapebí, Roadside, 1 Mar. 1991 (C).

The formal recognition of colour variants is justifiably not much esteemed by taxonomists, especially as colour tends to disappear with drying. My only reason for giving this form a name is that it has a very restricted distribution in comparison with the fa. *tuberosa*, apparently occurring only in the South-East of the Argentine province of Corrientes, North-East of the province of Entre Ríos, and north-western Uruguay.

29b. **Pfaffia tuberosa** subsp. **goiana** Pedersen, **subsp. nov.**

Herba perennis metralis vel ultra caule nisi inflorescentia dichotome ramosa simplice a subsp. tuberosa *recedit statura majora praesertim spicastris majoribus.*

Radix praeter radices adventicias filiformes nonnullas ignota. Caulis teres, ad nodos incrassatus, pilis 2-4 mm longis simplicibus patentibus sat dense vestitus. Folia in specimine typico desunt, sed planta manifeste in vivo foliata, in specimine altero (Heringer 8956) aliqua manca adsunt: ut videtur sessilia, 2-3.7 × 0.2-1 cm, oblonga oblongo-oblanceolatave, verisimiliter plerumque acuta, penninervia paribus plus minusve tribus nervorum secundariorum majorum, modice hirsuta. Flores in spicastris globosis 14-16 mm diametro 35-95 mm pedunculatis cyma dichotoma bis(-ter) ramificante dispositis congesti; bractea floris 3-3.2 mm longa anguste ovata acuta uninervia mucronata exigue pilosa; bracteolae 1.7-1.8 mm longae late ovatae, breviter acuminatae, valde concavae, uninerviae, breviter mucronatae, sursum dorso pilosae; Tepala 4.5-5 mm longa, oblonga, acuta, trinervia, mutica, dorso basi pilis longis duas partes inferiores obtegentibus copiose vestita, pars una summa appresse pilosa, intus glabra: stamina post anthesin perianthium aequantia antheris ad 1.5 mm longis filamentis vix ad medium connatis fimbriatis apice trilobatis lobulo antherifer subnullo, lateralibus oblongis, laciniatis, apices antherarum vix attingentibus; germen claviforme ad 1.2 mm longum stigmate sessili emarginato. Fructus in typo ab insectis esus, adest in specimine Heringeriano: ca. 2 mm longus, oviformis. Semen ca. 1.7 × 1 × 1 mm, oblongum, funiculo latere ± quarta pars infra apicem inserto. Embryo unciformis foliis incumbentibus latissimis planis radice quadruplo longioribus.

TYPE.—*Oldenburger & Mecenas 1531*, Brazil, Federal Distr., Brasilia, University Campus. Cerrado, red, dusty latosoil, 23 Sep. 1975 (holo-, U).

PARATYPE.—*Heringer 8956*, Brasil, Distr. Federal, Brasilia, Plano Piloto, Cerrado, 5 May 1962, "Planta pequena, flor branca" (herb. PEDERSEN).

The following specimen also seems to belong here: *Gates & Eastbrook 107*, Brazil, Goiás, mun. Alto Paraíso: Chapada dos Veadeiros, 4 km NE of road, 16 km by road N of Alto Paraíso, 14°S, 47°W, rocky outcrop, sandy soil, 3 Feb. 1979 (herb. PEDERSEN).

The poor and scarce material is insufficient to judge exactly what status to accord this taxon. Though undoubtedly closely related to *Pfaffia tuberosa*, the large flower-heads make it impos-

sible to identify this new taxon with that species. The isolated occurrence of the subspecies described here—about 800 km remote from the nearest station of typical *P. tuberosa*—further justifies its provisional treatment as a subspecies, until more material becomes available. It should, however, be noted that another probable, as yet undescribed variant of *P. tuberosa* is found in the same region, and that the related *P. sarcophylla* grows about 150 km to the North-West of Brasilia.

The following provisional key to the genus *Pfaffia* sect. *Pfaffia* (= genus *Pfaffia* Mart. *sensu str.*) should facilitate the identification of the new taxa:

1. Upright, sparsely branched perennial herbs or subshrubs, leafless, or with reduced, 1-nerved leaves without visible secondary nerves 2
1'. Perennial herbs, subshrubs or low shrubs with normally well-developed, penninerved leaves 5
2. Leaves 0,5-2,5 cm long, lower ones ovate or lanceolate, upper ones linear or linear-lanceolate; flower-heads terminal, solitary, or grouped in a terminal, once (-twice)-branched dichotomic cyme .... **hirtula** Mart.
2'. Leaves up to 0.6 cm long, or if longer, then linear, appressed to the stem; flower-heads terminal, solitary, or axillary 3
3. Leaves 0,5-1.5 cm long, linear, persistent; flower-heads terminal, solitary, globose, 12-15 mm diam. .... **P. nudicaulis** Suess.
3'. Leaves less than 1 cm long, linear or narrowly triangular, soon deciduous; flower-heads smaller, ± 10 mm diam., terminal and axillary 4
4. Flower-heads pedunculate, solitary, 10-11 mm diam. .... **P. denudata** (Moq.) O. Kuntze
4'. Flower-heads sessile, often in fascicles, globose or elongate ± 7 mm diam. .... **P. aphylla** Suess.
5. Flower-heads grouped in a well-defined dichotomic inflorescence with much reduced bracts 6
5'. Flower-heads solitary, terminal or apparently axillary, rarely in pseudo-axillary fascicles 12
6. Flowering shoots herbaceous throughout, apart from the inflorescence unbranched, or only branched at base; inner surface of tepals completely glabrous 7
6'. More or less freely branching herbs or subshrubs; inner surface of tepals with a tuft of hairs at base 10
7. Leaves herbaceous, thin, more or less hairy 8
7'. Leaves fleshy, glabrous .... **P. sarcophylla** Pedersen
8. Flower-heads 9-12 mm diam.; tepals 3-4,5(-5) mm long ..... **P. tuberosa** (Spreng.) Hicken subsp. **tuberosa**
   A. Flowers white .... fa. **tuberosa**
   B. Flowers pink .... fa. **rubella** Pedersen
8'. Flower-heads 13-16 mm diam ; tepals 4,5-6 mm long 9
9. Leaves narrow, oblong or lance-oblong, 4-10 times as long as broad, mostly acute; inflorescence normally branched. Central Brazil (Goiás, Federal District) .... **P. tuberosa** subsp. **goiana** Pedersen
9'. Leaves broad, ovate or orbicular-ovate, 2-3 times as long as broad, mostly obtuse; inflorescence rarely branched. Uruguay .... **P. ninae** Pedersen
10. Very large perennial herb or subshrub, 2 m or more high; leaves sessile or short-stalked, broadly elliptic or ovate to almost orbicular, uppermost acutish, otherwise rounded or obtuse at apex, rounded or subcordate at base .... **P. elata** R.E. Fr.
10'. Plants smaller, to about 1 m; leaves mostly petiolate, ovate or lanceolate, mostly acute at both ends 11
11. Floral bract 3-4 mm long, bractlets 3.8-4.5 mm, tepals (4.5-)5-7 mm .... **P. acutifolia** (Moq.) Stützer
11'. Floral bract 1.7-2.7 mm, bractlets 2-3 mm, tepals 3.5-4(-5) mm long .... **P. fruticulosa** Suess.
12. Lower surface of leaves densely white-, greyish- or yellowish-tomentose 13
12'. Leaves glabrous or more or less densely hairy, not tomentose underneath 18
13. Freely branching subshrubs or shrubs 0.5-1 m high 14
13'. 10-20 cm high perennials, mostly only branched at the base 15
14. Leaves broadly ovate-oblong or elliptic-oblong, apex obtuse or rounded; flower-heads occasionally in pseudo-axillarary fascicles of two or three; tepals ± 3 mm long: .... **P. minarum** Pedersen
14'. Leaves ovate or elliptic, acute; flower-heads never in fascicles; tepals 4-6 mm long .... **P. townsendii** Pedersen
15. Flower-heads sessile or short-pedunculate (up to 10 mm) .... **P. eriophylla** (Mart.) Pedersen
15'. Flower-heads normally long-pedunculate (50-200 mm or more) 16
16. Tepals 5-7 mm long. Central Brazil .... **P. sericantha** (Mart.) Pedersen
16'. Tepals 3.5-4.5(-5.5) mm long 17
17. Leaves ovate, lanceolate or elliptic-oblong, flat. Extreme southern Brazil, Chaco region, Argentine, Uruguay .... **P. gnaphaloides** (L. f.) Mart.

17'. Leaves narrowly oblong or linear, margin often revolute. Central Brazil to Paraguay, Bolivia, and extreme north-eastern Argentine .... **P. helichrysoides** (Moq.) O. Kuntze
18. Tepals glabrous throughout .... **P. glabrata** Mart.
18'. Tepals hairy on outer surface 19
19. Inner surface of tepals with a tuft of hairs at base 20
19'. Inner surface of tepals completely glabrous 21
20. Low shrub or subshrub; leaves broadly ovate to orbicular, apex rounded. Bolivia .... **P. rotundifolia** Pedersen
20'. Decumbent, much branched perennial; leaves ovate, acute. Brazil (Bahia) .... **P. tuberculosa** Pedersen
21. Plant velvety throughout; flower-heads terminal and in the axils of the uppermost, scarcely reduced leaves .... **P. velutina** Mart.
21'. Plant more or less densely hairy, but scarcely velvety; flower-heads terminal, exceptionally borne also in the axils of much-reduced leaves 22
22. Leaves broadly ovate or orbicular; flower-heads occasionally axillary, dense, not elongate in age .... **P. ninae** Pedersen
22'. Leaves narrower, lanceolate or narrowly elliptic; flower-heads never axillary, lax, elongate in age 23
23. Stem and leaves densely hairy. Central and south-eastern Brazil .... **P. jubata** Mart.
23'. Stem and leaves thinly appressed-pilose. Paraguay, Bolivia, western Brazil (Mato Grosso do Sul), extreme north-eastern Argentine .... **P. gleasonii** Suess.

QUATERNELLA Pedersen

Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia 12: 92 (1990).

When this genus was described, only a single species was known. represented by one collection. New material now makes it possible to describe an additional species, and a further species is transferred from *Pfaffia*. While the flowers of *Q. confusa*, the original species, are tetramerous, both of the new taxa added have pentamerous flowers, which unfortunately renders the generic name inappropriate.

30. Quaternella ephedroides Pedersen, sp. nov.

Frutex sub-aphyllus intricate ramosus teste collectorum ad 1.5 m altus: caulis 0.13-? cm crassus, teres, ad nodos incrassatus, costatus, pilis hyalinis 1-1.5 mm longis 5-7-articulatis simplicibus nitentibus sursum spectantibus vix appressis vestitus. Folia (unum tantum adest) verisimiliter omnia sessilia, 1 cm longa, 0.25 cm lata, anguste oblongo-lanceolata, acuta, uninervia, mucronata, supra pilis brevibus asperrimis albidis sparse vestita, subtus spisse longiusque appresso-pilosa. Flores in spicastris sessilibus aut breviter (ad 5 mm ?) pedunculatis, terminalibus axillaribusque axe villoso 20(+)-florigeris congesti: bractea scariosa, parum pellucida, ovata, paene acuminata, concava, uninervia, mucronulata, dorso pilosa, persistens; bracteolae ut bractea, vix 2 mm longa, latissime ovato-cordatae, concavae, uninerviae, vix mucronatae, dorso hirsutae, cum perianthio deciduae; tepala ut bractea bracteolaeque, aut paullo magis tenacia, 3-3.5 mm longa, tria exteriora ad 1.1 mm lata, anguste oblongo-ovata, parum concava, tri-quinquenervia, duo interiora ± 0.8 mm lata, oblonga, magis concava, trinervia, omnia acuta, mutica, dorso densissime appresso-pilosa, intus glaberrima; stamina post anthesin large 3 mm longa antheris oblongis 1.1-1.2 mm, filamentis paene ad tertiam partem supra basin connata duobus partibus liberis margine ciliatis, apice tridentata, dens antheriger lateralibus ± longitudine aequans; germen (novellum) ca. 0.6 mm longum, breviter stipitatum, potius oboviforme, ad stylum ca. 0.2 mm longum stigmate bipartito ramis crassis obtusis angustatum, ovulum magnum medio loculi insertum. Utriculus sub-sessilis absque stylo stigmateque persistentibus ad 1.3 mm longus, late oviformis, paene globosus. Semen ca. 1 × 1 × 0.7 mm, potius oboviforme, superne truncatum, ad umbilicum profunde emarginatum, funiculus latere paullo sub apicem insertus. Embryo ignotus.—Fig. 13.

TYPE.—*Arbo 5416*, Brazil, Bahia, mun. Morro do Chapéu: morrão al S de Morro do Chapéu, 11°35'S, 41°13'W, ca. 1050 m. Carrasco con elementos de cerrado. Suelo pedregoso, 28 Nov. 1992. "Arbusto muy ramoso 1.5 m" (holo-, SPF; iso-, CTES).

PARATYPE.—*Arbo, Mello-Silva, Schinini & Souza 4534*, Brazil, Minas Gerais, mun. Buenopolis: Curimatai, 40 km E de BR-135, entre Buenopolis y Joaquim Felicio, 17°51'S, 43°58'W, 600 m, Cerradão, borde de arroyo, entre rocas, 21 May 1990. "Ramas apoyantes entrelazadas. Inflorescencia blanca" (CTES, SPF).

While the floral characters of this species are those of the genus, the tangled mass of leafless

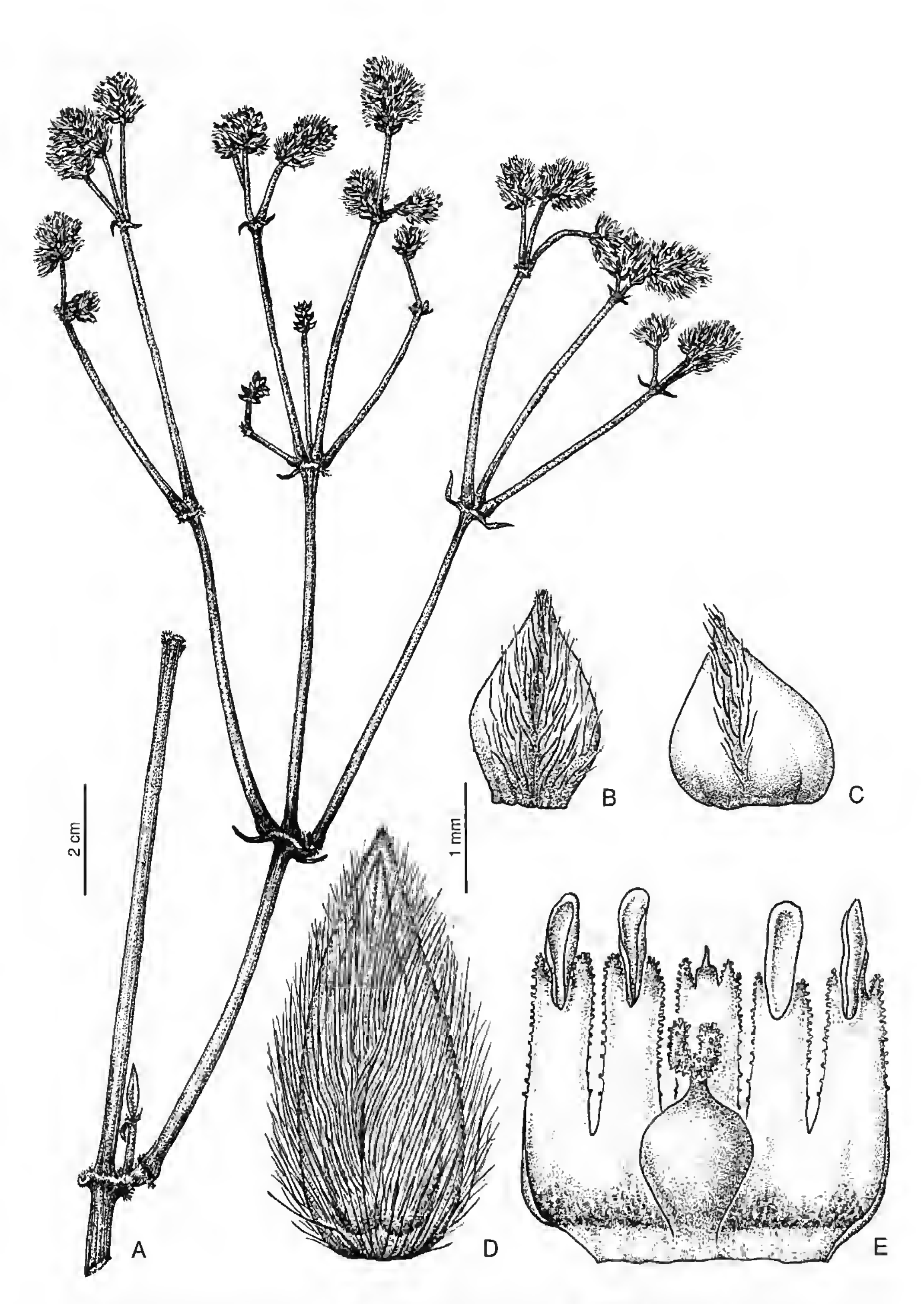


Fig. 13.—***Quaternella ephedroides*** Pedersen: **A**, habit; **B**, bract, **C**, bractlet; **D**, tepal; **E**, androecium and gynoecium. (*Arbo et al. 4534*, CTES).

branches makes it very different in aspect from the two other known species of *Quaternella*.

31. Quaternella glabratoides (Suess.) Pedersen, comb. nov.

Pfaffia glabratoides Suess., Feddes Repert. 35: 330 (1934).—*Gomphrena glabratoides* (Suess.) Siqueira, Pesquisas. Botânica 43: 184 (1992).—Type: *Dusén s.n.*, Brazil, Paraná, Iraty (holo-, S!; iso-, Z!).

Described by SUESSENGUTH as an aberrant species of *Pfaffia*, I find the androeceum and gynecium of this species identical to those of *Q. confusa*. SIQUEIRA referred it to *Gomphrena*, from which it differs in the structure of the androecium.

TROMMSDORFFIA Mart.

Beitr. z. Kenntnis d. Amarantaceen: 130 (1825), Nova gen. sp. plant. Bras. 2: 40 (1826), non *Trommsdorffia* (1800) nor *Trommsdorffia* Blume (1826).

The type of the genus *Trommsdorffia* is the type specimen of *T. aurata* Mart., collected by MARTIUS in Brazilian Amazonia. In all, MARTIUS referred four species to this genus, which was accepted by BAILLON (1887), but by very few other authors. ENDLICHER (1837) transferred it to *Alternanthera* as a section, and this was accepted by MOQUIN-TANDON (1849) and SEUBERT (1875), while DIETRICH (1839) merged it with *Iresine*, and HOOKER (1880) placed it in *Hebanthe* as a section. Most later authors, such as KUNTZE (1891), SCHINZ (1893, 1934), CHODAT (1901), CHODAT & REHFOUS (1927), STANDLEY (1917, 1937), FRIES (1920), SUESSENGUTH (1934), and ELIASSON (1987) have followed DIETRICH, placing *Trommsdorffia* in *Iresine*, generally recognizing it as a section of that genus.

Recent studies (BORSCH 1995) have shown that while *Trommsdorffia* has gomphrenoid pollen, the remaining species of *Iresine* in the traditional sense have amaranthoid pollen. The maintenence of *Trommsdorffia* with *Iresine* thus becomes impossible, considering the importance now attributed to pollen characters for the systematics of the *Amaranthaceae*. In the opinion of BORSCH (1995), *Trommsdorffia* should instead be placed in *Pfaffia*, an interpretation which I can not accept. Traditionally, the systematics of the *Gomphrenoideae* have largely been based on characters of the androecium, probably because the genera key out very easily using these features. Although the uncritical application of this system has led to some questionable results, such as the placement of *Trommsdorffia* in *Alternanthera*—a solution which I believe no-one would contemplate to-day—the system is both practical and probably reflects the true affinities of the genera. The androecea of *Pfaffia* and *Trommsdorffia* are, however, very different. The filaments in *Pfaffia* are connate below, usually from about one-fourth to half their length, mostly fairly broad, with their margins fimbriate (excluding the distinct genus *Hebanthe*), and generally more or less distinctly 3-lobulate at the apex, without inter-staminate appendages ("pseudostaminodia"). In *Trommsdorffia* by contrast the filaments are linear, with margins entire, and are united at the base forming a very shallow cup, and nearly always alternating with pseudostaminodia usually of a very distinct type, peculiar to this group. The gynoecium also differs between the two genera. In *Pfaffia* (excluding *Hebanthe*) the ovary is slenderly obovoid or claviform, with a sessile, mostly only emarginate stigma, the ovule inserted uppermost in the locule, while in *Trommsdorffia* the ovary is more or less globose, genetally with a distinct, though very short style, the stigma 2-lobed, and the ovule inserted near the centre of the locule. The habit is also different between the genera: species of *Pfaffia* (excluding *Hebanthe*) are low, perennial herbs, subshrubs or shrubs, while those of *Trommsdorffia*, as far as known are leaning or climbing shrubs. A character of less importance is the presence of branched hairs in some species of *Trommsdorffia*; these are unknown in *Pfaffia*. *Trommsdorffia* shares the last two characters with *Hebanthe*, but the floral characters, in particular the presence of Pseudostaminodia and the 2-lobed stigma, set it apart from that genus. The distinctly 2-lobed stigma also precludes inclusion of *Trommsdorffia* with *Alternanthera*, which has a

capitate stigma, while the presence of Pseudostaminodia precludes its inclusion in *Gomphrena*, *Pseudogomphrena*, or *Quaternella* (the so-called Pseudostaminodia in *Pseudogophrena* R.E. Fr. in fact result from the fusion of the lobed filaments beyond the insertion of the anthers, a character also found in some species of *Gomphrena*, e.g. *G. phaeotricha* Pedersen). In view of these differences, *Trommsdorffia* is best reinstated as a distinct genus.

The name *Trommsdorffia* has been used by two other authors: BERNHARDI (1800) for a segregate of *Hypochoeris*, and BLUME (1826) for a genus of *Gentianaceae*. The name *Trommsdorffia* Bernh. was, however, not validly published according to Art. 34. 1 (d) of the International Code of Botanical Nomenclature (GREUTER 1994). Moreover, no generic description was provided by BERNHARDI, and no reasons were given for taking the species *Hypochoeris maculata* L. out of *Hypochoeris*. The new genus was only identified by the combination *Trommdorffia maculata*, citing *Hypochoeris maculata* L. in synonymy, and by the germanized name "Trommsdorfie".

As LINNÉ (1753) included several species under *Hypochoeris*, not even an indirect reference was made to a previously published generic description.

Trommsdorffia Bernh. has been used at least twice by modern authors, by SOJÁK (1972) and by DÓSTAL (1984); in both cases the name figures in lists of new combinations considered necessary, apparently with no attempt to justfy the use of it

Trommsdorffia Blume appeared on page 762 of Bijdr. fl. Nederl. Indië; according to STAFLEU (1976), this page became available to the public during 1826, while the pre-print of Martius' Beitr. z. Kenntnis d. Amarantac. came out in 1825 (STAFLEU 1981) and so clearly antedates publication of BLUME's generic name.

While a revision of *Trommsdorffia* Mart. lies beyond the scope of this study, and would require a revision of *Iresine* as well, I feel familiar enough with the following taxa to establish the synonymies and new combinations given below.

32. Trommsdorffia argentata Mart.

Beitr. z. Kenntniss d. Amarantac.: 130 (1825).—*Iresine argentata* (Mart.) D. Dietr., Syn. Plant 1: 870 (1839).—*Alternanthera argentata* (Mart.) Moq. in DC., Prodr. 13 (2): 352 (1849).—Type: *Bertero s.n.*, Puerto Rico (herb. SCHULTES, not located).

Trommsdorffia aurata Mart., Beitr. z. Kenntniss d. Amarantac.: 130 (1825), nomen; Nova gen. Sp. plant. Bras. 2: 41, tab. 139 (1826).—*Iresine aurata* (Mart.) D. Dietr., Syn. plant. 1: 870 (1839).—*Alternanthera aurata* (Mart.) Moq. in DC., Prodr. 12 (2): 353 (1849).—*Pfaffia aurata* (Mart.) Borsch, Novon 5: 230 (1995).—*Iresine dysdicta* Spreng. in L., Syst. veg., ed. 16, Cur. post.: 104 (1827), based on *Trommsdorffia aurata* Mart.—Type: *Martius s.n.*, Brazil (holo-, M!).

Iresine hassleriana Chod., Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 3: 390 (1903).—Type: *Hassler 3429*, Central Paraguay (holo-, G!; iso-, P!, S!).

In the opinion of MEARS, as indicated on his annotation-slips in M and elsewhere, but apparently never published, *Trommsdorffia aurata* Mart. is not distinct from *T. argentata* Mart. I have seen the holotype of the former in M; unfortunately, I have been unable to locate the specimen in herb. SCHULTES, collected by BERTERO in Puerto Rico, on which MARTIUS based *T. argentata*. It should be in M, but was not to be found, nor could it be located in BR (Thomas BORSCH, pers. comm.). I have, however, seen what I believe to be a duplicate in TO, and on this basis agree with MEARS that the two can not be kept separate. Attempts have been made to do so on the basis of indument and shape of leaves, but both characters are too variable to be of any use in this case.

The same applies to *Iresine hassleriana* Chod., originally referred by CHODAT to *Alternanthera aurata* (Mart.) Moq. There are two specimens of this collection in G, and duplicates in P and S, which all come well within the range of variability of *T. argentata*.

Trommsdorffia argentata differs from *T. canescens* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Mart. (treated immediately below) on minor points, such as having leaves and stem that are less hairy, becoming glabrous or nearly so in age, and tepals that are glabrous or at most with a tuft of short hairs at the tip, whereas in the latter the leaves are more densely and persistently hairy, and the back of the tepals are uniformly hairy.

33. Trommsdorffia canescens (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Mart.

Beitr. z. Kenntniss. d. Amarantac.: 131 (1825).—*Iresine canescens* Humb. & Bonpl. ex Willd. in L., Sp. pl., ed. 4, 4 (2): 765 (1825).—Type: *Humboldt & Bonpland 5493*, Colombia (P!).
Alternanthera dubia H.B.K., Nova gen. sp. plant. 2: 209 (1818). *Iresine canescens* Humb. & Bonpl. cited in synonymy.

According to MOQUIN-TANDON (1849), the specimen in P described by [HUMBOLDT and?] BONPLAND and labelled *Iresine canescens* is not identical with the specimen in WILLDENOW's herbarium, on which his description in the 4th edition of the Species Plantarum is based. This interpretation appears, however, to be incorrect, as noted by MEARS on his annotation slip on the specimen in P. After consulting a photograph of the WILLDENOW specimen, which is annotated "*Trommsdorffia canescens* Mart." by the author himself, I concur with MEARS. MOQUIN-TANDON referred the P specimen to *Alternanthera* [*Trommsdorffia*] *argentata* (Mart.) Moq. As indicated above, the two are very similar and might be considered conspecific. He attributed the name *Iresine canescens* solely to BONPLAND, but as the handwriting of HUMBOLDT (A. LOURTEIG, pers. comm.) is also found on the sheet, there is reason to believe that name and description were a joint effort of the two.

34. Trommsdorffia cardenasii (Standl.) Pedersen, **comb. nov.**

Iresine cardenasii Standl., Field Mus. Publ. Bot. 17: 241 (1937).—Type: *Cárdenas 3210*, Bolivia (holo-, F, not seen; iso-, M!).

The description, mentioning feminine flowers, seems to indicate that the flowers are unisexual, in which case the species would probably be a true *Iresine*. The flowers of the specimen examined by me are, however, clearly bisexual and typical for the genus *Trommsdorffia*.

35. Trommsdorffia costaricensis (Standl.) Pedersen, **comb. nov.**

Iresine costaricensis Standl., Contrib. U. S. Nat. Herb 18: 94 (1916).—*Pfaffia costaricensis* (Standl.) Borsch, Novon 5: 230 (1995).—Type: *Tonduz 13183*, Costa Rica (holo-, US, not seen; iso-, G!, K!).

The isotypes seen in G and K confirm the opinion of BORSCH that the species is misplaced in *Iresine*. As *Trommsdorffia* is better considered a genus distinct from *Pfaffia*, the above combination is needed.

36. Trommsdorffia macrophylla (R.E. Fr.) Pedersen, **comb. nov.**

Iresine macrophylla R.E. Fr., Ark. Bot. 16: 41 (1920).—*Iresine hassleriana* var. *macrophylla* (R.E. Fr.) Suess, Feddes Repert. 35: 321 (1934).—Type: *Malme I.920*, Paraguay, ad R. Pilcomayo (holo-, S!).
Iresine guaranitica Chod., Bull. Soc. Bot. Genève, ser. 2, 18: 289 (1927).—Type: *Rojas ex-Hassler 10577*, Paraguay (holo-, G!).

The type material of both *Iresine macrophylla* and *I. guaranitica* are clearly conspecific and belong in *Trommsdorffia*.

Curiously enough, both CHODAT and SUESSENGUTH, in discussing the validity of *Iresine macrophylla* R.E. Fr., compared it with *I. hassleriana* Chod., which I consider identical with *Trommsdorffia argentata* Mart., and not with *I. guaranitica*.

37. Trommsdorffia pulverulenta Mart.

Beitr. z. Kenntniss d. Amarantac.: 131 (1825).—*Illecebrum pulverulentum* (Mart.) Spreng. in L., Syst. veg., ed. 16, Curae post.: 103 (1827).—*Iresine pulverulenta* (Mart.) D. Dietr., Syn. plant. 1: 870 (1839).—*Alternanthera pulverulenta* (Mart.) Moq. in DC., Prodr. 13 (2): 351 (1849).—Type: *Haenke s.n.*, Perú (holo-, M!).

38. Trommsdorffia weberbaueri (Suess.) Pedersen, **comb. nov.**

Iresine weberbaueri Suess., Feddes Repert. 35: 323

(1934).—Syntypes: *Weberbauer 7022* (B, GH, not seen) and *4752* (B, not seen), both collected in Peruvian Amazonia.

Although I have not seen any of the syntypes cited by SUESSENGUTH, the description places this species in the genus *Trommsdorffia*.

Acknowledgements

In the course of these studies, the following herbaria have been visited: B, BA, BAB, BM, BR, C, CORD, CTES, FI, G, GOET, K, LIL, LP, MBM, P, S, TO, UPS, W, Z; material has been had on loan from several of these, and from H, SPF and U. I wish to express my thanks to the Directors and staff of these institutes for the help received. I am grateful to an anonymous reviewer for a careful review of the English and for suggestions on several nomenclatural matters. Very special thanks are due to Dr. Alicia LOURTEIG, Paris, for reading the manuscript, and for valuable practical assistance.

REFERENCES

BAILLON H. 1887.—Chenopodiaceae: 130-217, *Histoire des Plantes* 9. Hachette et Cie., Paris.

BERNHARDI J.J. 1800.—*Systematiges Verzeizeichnis der Pflanzen welche in der Gegend um Erfurt gefunden werden* 1. Hoyer und Rudolphi, Erfurt.

BLUME C.L. 1825-26.—*Bijdragen tot de flora van Nederlandsch Indië*. Batavia.

BORSCH T. 1995.—Three New Combinations in *Pfaffia* (Amaranthaceae) from the New World Tropics. *Novon* 5: 230-233.

CHODAT R. 1901.—Plantae Hasslerianae I. Amarantaceae. *Bull. Herb. Boissier*, ser. 2, 1: 395-442.

CHODAT R. & REHFOUS L. 1927.—La végétation du Paraguay XIV. Amarantacées. *Bull. Soc. Bot. Genève*, ser. 2, 18: 246-294.

DIETRICH D. 1839.—*Synopsis plantarum seu enumeratio systematica plantarum plerumque adhuc cognitarum cum differentiis specificis et synonymis selectis ad modum Persoonii elaborata*. Bernh. Frieder. Voigt, Weimar.

ELIASSON U. 1987.—Amaranthaceae, in HARLING, GUNNAR & LENNART ANDERSSON (eds.), *Flora of Ecuador* 28.

ENDLICHER S. 1837.—Amarantaceae: 300-304. *Genera plantarum* 4. Wien.

DÓSTAL J. 1984.—Notes to the nomenclature of the Czechoslovac flora. *Folia Mus. Rerum Nat. Bohemiae Occid., Bot.* 21.

FRIES R.E. 1920a.—Zur Kenntnis der Süd- und Zentralamerikanischen Amarantaceenflora. *Ark. Bot.* 16 (12).

FRIES R.E. 1920b.—Revision der von Glaziou in Brasilien gesammelten Amarantaceen. *Ark. Bot.* 16 (13).

GREUTER W. et al. 1994.—*International Code of Botanical Nomenclature*. Koeltz Scientific Books, Königstein.

HOLZHAMMER E. 1955-56.—Die amerikanischen Arten der Gattung Gomphrena. I, *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 2: 85-114 (1955); II, ibid.: 178-257 (1955).

HOOKER J.D. 1880.—Amarantaceae: 20-43, in BENTHAM & HOOKER f., *Genera plantarum* 3. Reeve & Co., London.

KUNTZE O. 1891.—*Revisio generum plantarum vascularium omnium atque cellularium multarum...* Arthur Felix, Leipzig.

LINNÉ C. VON 1753.—*Species plantarum*. Stockholm.

LINNÉ C. VON 1754.—*Genera plantarum*, ed. 5. Stockholm.

MEARS J.A. 1977.—The Nomenclature and Type Collections of the Widespread Species of *Alternanthera* (Amaranthaceae). *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 129: 1-21.

MOQUIN-TANDON A. 1849.—Amarantaceae: 231-424, in A.P. & A. DE CANDOLLE, *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 13 (2), Paris.

PEDERSEN T.M. 1967.—Studies in South American Amaranthaceae. *Darwiniana* 14: 430-462.

SCHINZ H. 1893.—Amarantaceae: 91-118, in ENGLER & PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 3 (1a), Leipzig.

SCHINZ H. 1934.—Amaranthaceae: 7-85, in ENGLER & PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 2. Auflage 16c, Leipzig.

SEUBERT M. 1875.—Amarantaceae. *Mart. Fl. Bras.* 5: 165-264.

SIQUEIRA J.C. DE 1992.—O gênero *Gomphrena* L. (Amaranthaceae) no Brasil. *Pesquisas, Bot.* 43: 5-197.

SOJÁK J. 1972.—Nomenklatorické poznamky (Phanerogamae). *Casopis Národního Muzea*, odd. prírodovedny: 127-134.

STAFLEU F. 1976.—*Taxonomic Literature*, ed. 2, 1. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.

STAFLEU F. 1981.—*Taxonomic Literature*, ed. 2., 3. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.

STANDLEY P.C. 1917.—Amaranthaceae: 95-169. North American Flora 21 (2).

STANDLEY P.C. 1937.—Amaranthaceae: 479-518, in MACBRIDE J.F., *Flora of Perú* 2 (2). *Field Mus. Nat. Hist. Publ.* 13 (No. 379).

STUCHLIK J. 1912.—Zur Synonymik der Gattung Gomphrena II. *Feddes Repert.* 11: 151-162.

SUESSENGUTH K. 1934.—Neue und kritische Amarantaceen aus Süd- und Mittelamerika. *Feddes Repert.* 35: 298-337.

ALPHABETICAL LIST OF SYNONYMS

Achyranthes calea Ibañez = 23
Achyranthes praelonga (St.-Hil.) Standl. = 7
Achyranthes puberula (Mart.) Standl. = 8
Alternanthera argentata (Mart.) Moq. = 32
Alternanthera aurata (Mart.) Moq. = 32
Alternanthera brasiliana ß villosa (Moq.) Kuntze = 9
Alternanthera dubia H.B.K. = 32
Alternanthera geniculata (S. Moore) R.E. Fr. = 5
Alternanthera hirtula (Mart.) Lopr. var. *robusta* Chod. subvar. *pallens* (Chod.) Chod. = 3b
Alternanthera hirtula (Mart.) Lopr. var. *robusta* Chod. subvar. *straminea* (Chod.) Chod. = 3b.
Alternanthera moquinii (Webb. ex Moq.) Dusén = 9
Alternanthera philoxerina Suess. = 6b*
Alternanthera philoxeroides var. *acutifolia* (Moq.) Hicken = 6b
Alternanthera philoxeroides var. *lancifolia* Chod. = 6c
Alternanthera philoxeroides var. *obtusifolia* (Moq.) Hicken = 6
Alternanthera pulverulenta (Mart.) Moq. = 37
Alternanthera rufescens Suess. = 4
Alternanthera subumbellata Suess. = 8
[*Alternanthera virgata* (Schrad.) Suess.] = 9
Bucholzia philoxeroides Mart. = 6
Celosia cymosa Seub. = 11
Gomphrena desertorum var. *fallax* (Seub.) Holzh. = 13c
Gomphrena desertorum var. *hygrophila* (Mart.) Stuchl. = 13b
Gomphrena desertorum var. *hygrophila* fa. *ramosissima* Stuchl. = 13b
Gomphrena desertorum var. *mucronata* (Moq.) Stuchl. = 17
Gomphrena desertorum var. *mucronata* fa. *ramosissima* Stuchl. = 17
Gomphrena desertorum var. *rodantha* (Moq.) Stuchl. = 14
Gomphrena elegans Mart. var. *gracilior* Chod. = 18
Gomphrena elegans Mart. fa. *microcephala* Suess. = 18
Gomphrena elegans Mart. var. *microcephala* (Suess.) Holzh. = 18
Gomphrena elegans Mart. var. *paraguayensis* (Chod.) Holzh. = 18
Gomphrena fallax Seub. = 13c
Gomphrena glabratoides (Suess.) Siqueira = 31
Gomphrena glutinosa R.E. Fr. = 16b
Gomphrena hassleri Chod. = 19b
Gomphrena hygrophila Mart. = 13b
Gomphrena latifolia Mart. & Gal. = 23
Gomphrena mariae S. Moore = 13b
Gomphrena martiana var. *microcephala* Suess. = 16
Gomphrena rodantha Moq. = 14
Gomphrena tarijensis R.E. Fr. = 12b
Illecebrum pulverulentum (Mart.) Spreng. = 37
Iresine argentata (Mart.) D. Dietr. = 32
Iresine aurata (Mart.) D. Dietr. = 32
Iresine calea (Ibañez) Standl. = 23
Iresine canescens Humb. & Bonpl. ex Willd. = 33
Iresine cardenasii Standl. = 34
Iresine costaricensis Standl. = 35
Iresine dysdicta Spreng. = 32
Iresine guaranitica Chod. = 36
Iresine hassleriana Chod. = 32
Iresine hassleriana var. *macrophylla* (R.E. Fr.) Suess. = 36
Iresine macrophylla R.E. Fr. = 36
Iresine pulverulenta (Mart.) D. Dietr. = 37
Iresine weberbaueri Suess. = 38
Mogiphanes ramosissima Mart. = 9
Mogiphanes villosa Mart. = 9
Mogiphanes virgata Schrad. = 9
Pfaffia aurata (Mart.) Borsch = 32
Pfaffia costaricensis (Standl.) Borsch = 35
Pfaffia glabratoides Suess. = 31
Pfaffia puberula (Mart.) Spreng. = 8
Telanthera brasiliana (L.) Moq. *ß villosa* Moq. = 9
Telanthera geniculata S. Moore = 5
Telanthera moquinii Webb. ex Moq. = 9
Telanthera philoxeroides (Mart.) Moq. *ß acutifolia* Moq. = 6b
Telanthera philoxeroides (Mart.) Moq. var. *linearifolia* Chod. = 6c
Telanthera philoxeroides (Mart.) Moq. *ß obtusifolia* Moq. = 6
Telanthera praelonga (St.-Hil.) Moq. = 7
Telanthera puberula (Mart.) Moq. = 8
Telanthera rosea (Morong) Chod. c *pallens* Chod. = 3b
Telanthera rosea (Morong) Chod. e *straminea* Chod. = 3b
Trommsdorffia aurata Mart. = 32
Xeraea fallax (Seub.) Kuntze = 13c
Xeraea hygrophila (Mart.) Kuntze = 13b

Manuscript received 28 October 1996;
revised version accepted 25 August 1997.

Réductions génériques dans les Oncobeae (Flacourtiaceae)

Sovanmoly HUL
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.
hul@mnhn.fr

F.J. BRETELER
Herbarium Vadense, Postbus 8010,
6700 ED Wageningen, Pays-Bas.
frans.breteler@algem.pt.wau.nl

MOTS CLÉS
Flacourtiaceae,
Oncobeae,
Oncoba.

RÉSUMÉ
Dans cette publication, les genres *Caloncoba, Camptostylus, Lindackeria, Paraphyadanthe* et *Xylotheca*, appartenant aux Oncobeae (Flacourtiaceae), sont mis en synonymie avec le genre principal *Oncoba.* Une liste complète de toutes les espèces du genre *Oncoba* est proposée, ainsi que les nouvelles combinaisons générées par cette extension du genre.

KEY WORDS
Flacourtiaceae,
Oncobeae,
Oncoba.

ABSTRACT
In this publication, the genera *Caloncoba, Camptostylus, Lindackeria, Paraphyadanthe* and *Xylotheca* belonging to the Oncobeae (Flacourtiaceae) are reduced to synonymy of the genus *Oncoba.* A complete list of all the species of *Oncoba* s. lato, with the new combinations, is given.

Dans son traitement des Flacourtiaceae pour la Flore du Gabon (vol. 34, 1995), S. HUL avait déjà réuni au genre *Oncoba* plusieurs genres de la tribu des Oncobeae, jusqu'alors considérés comme bien distincts. Le présent travail en constitue le prolongement ; il apporte à ce genre de nouvelles extensions et il explicite le raisonnement qui soutient les importantes réductions génériques opérées dans cette tribu.

La tribu des Oncobeae est très bien représentée en Afrique tropicale. Le traitement de WARBURG (1894) admettait 7 genres, alors que celui de GILG (1925) en comprenait 19. Une telle augmentation est due, pour une part, au transfert de 5 genres classés par WARBURG dans les Erythrospermeae, pour une autre part à la réhabilitation de 3 genres (*Lindackeria, Scottellia* et *Xylotheca*) que WARBURG avait mis en synony-

mie, et enfin à l'apport de 4 nouveaux genres, dont 2 créés par GILG lui-même. En outre, le genre monospécifique *Peterodendron*, publié par SLEUMER en 1936, doit aussi être inclus dans la tribu des Oncobeae (cf. Notes, p. 255).

La réunion des Erythrospermeae aux Oncobeae concerne peu notre propos, lequel est consacré à *Oncoba* et aux genres les plus proches (signalés par un astérisque dans la colonne montrant la classification de GILG du Tableau 1).

Avant sa classification de 1925, GILG avait déjà entrepris l'extension de la tribu des Oncobeae. En 1908, il réhabilite les genres *Xylotheca* et *Lindackeria* et crée le genre *Caloncoba*. Quant au genre *Camptostylus* qu'il avait décrit en 1898, il le classe encore dans les Erythrospermeae.

La subdivision par WARBURG du genre *Oncoba* en trois sections était en grande partie fondée sur les caractères du fruit (lisse ou épineux, forme des placentas), mais elle utilisait aussi la taille et les types d'inflorescences.

GILG (1925) jugeait inutile le mode classificatoire de WARBURG (un genre s. lato subdivisé en sections) et lui préférait la partition du grand genre *Oncoba* en plusieurs genres plus réduits qui, selon lui, devaient être plus naturels. Sa classification est assortie d'une clé qui donne une idée de la manière dont il délimitait ses genres :

— *Camptostylus*, toujours classé dans les Erythrospermeae, est séparé des autres genres par des pétales sans écailles, un périanthe spiralé (chez *Oncoba* s. str., le calice et la corolle forment 2 cycles distincts) et par des fleurs unisexuées ou polygames.

— Pour séparer les genres *Lindackeria* et *Xylotheca* du genre *Oncoba* s. str., GILG recourait sensiblement aux mêmes caractères que ceux utilisés par WARBURG pour distinguer ses sections.

— *Caloncoba* est séparé des genres *Oncoba* s. str. et *Xylotheca* par ses pétioles renflés au sommet, tandis que ses grandes fleurs et ses fruits à plusieurs graines le distinguent de *Lindackeria*. Rappelons que *Paraphyadanthe* Mildbr. a déjà été mis en synonymie avec *Caloncoba* par PELLEGRIN en 1952.

TABLEAU 1. — Genres classés dans les Erythrospermeae et les Oncobeae en 1894 et en 1925.

WARBURG (1894) 12 genres	RÉPARTITION	GILG (1925) 19 genres
Erythrospermeae (5 genres)		**Oncobeae (19 genres)**
Berberidopsis Hook. f. (1862)	Amérique	*Berberidopsis* Hook. f.
Dasylepis Oliv. (1867)	Afrique	*Dasylepis* Oliv.
syn. : *Scottellia* Oliv. (1893)	Afrique	*Scottellia* Oliv.
Erythrospermum Lam. (1792)	Madagascar, Asie	*Erythrospermum* Lam.
Pyramidocarpus Oliv. (1897)	Afrique	*Pyramidocarpus* Oliv.
Rawsonia Harv. & Sond. (1859)	Afrique	*Rawsonia* Harv. & Sond.
Oncobeae (7 genres)		
Buchnerodendron Gürke (1893)	Afrique	*Buchnerodendron* Gürke
Carpotroche Endl. (1839)	Amérique	*Carpotroche* Endl.
Grandidiera Jaub. (1866)	Afrique	*Grandidiera* Jaub.
Mayna Aubl. (1775)	Amérique	*Mayna* Aubl.
Oncoba Forssk. (1775)	Afrique, Arabie, Amérique	*Oncoba* Forssk.
syn. : *Lindackeria* Presl (1836)	Afrique, Amérique	**Lindackeria* Presl
syn. : *Xylotheca* Hochst. (1843)	Afrique	**Xylotheca* Hochst.
Poggea Gürke (1893)	Afrique	*Poggea* Gürke
Prockiopsis Baill. (1886)	Madagascar	*Prockiopsis* Baill.
	Asie	*Ahernia* Merr. (1909)
	Afrique	**Caloncoba* Gilg (1908)
	Afrique	**Camptostylus* Gilg (1898)
	Afrique	**Paraphyadanthe* Mildbr. (1920)

* indique les genres qui sont réunis au genre *Oncoba* Forssk.

La conception générique de GILG a été suivie par SLEUMER (1974a-c) qui a révisé plusieurs genres de Flacourtiaceae, parmi lesquels *Caloncoba* et *Camptostylus* ainsi que les *Lindackeria* d'Afrique. Il est pour le moins étonnant que cet auteur n'ait à aucun moment, sinon remis en cause, du moins discuté les définitions génériques de GILG.

La présente publication signifie pour l'essentiel un retour à la définition du genre *Oncoba* par OLIVER dans Flora of Tropical Africa (1868), exception faite du genre sud-américain *Mayna* Aubl.

Les dessins publiés dans la Flore du Gabon (HUL 1995) donnent dans l'ensemble une représentation satisfaisante de la variabilité existant dans le genre *Oncoba* s. lato et montrent à l'évidence qu'une partition en plusieurs genres, comme celle de GILG, n'a plus lieu d'être maintenue.

ONCOBA Forssk.

Fl. Aegypt.-Arab. : 103 (1775) ; Juss., Gen. Pl. : 292 (1789) ; Lam., Tabl. Encycl. (Illustr. genr.) 2 : t. 471 (1794) ; Poir. in Lam., Encycl. Méth. Bot. 6 : 210 (1804) ; Guill., Perr. & A. Rich., Fl. Senegamb. Tent. : 32 (1830) ; Oliv., Fl. Trop. Afr. 1 : 114 (1868) ; Warb. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf. 3 (6a) : 17 (1894) ; Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 454 (1908) ; Gilg in Engl., Pflanzenw. Afr. 3 (2) : 565 (1921) ; Gilg in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf., ed. 2, 21 : 401 (1925) ; Hutch., Dalziel & Chipp in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr. 1 (1) : 160 (1927) ; Pellegr., Bull. Soc. Bot. France, Mémoires 1952 : 112 (1952) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 185 (1954) ; Keay, Onochie & Stanfield, Niger. Trees : 103 (1960) ; Hutch., Gen. Flow. Pl. 2 : 210 (1967) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 16 (1968) ; Sleumer, Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 15 (1975) ; Killick in Ross (ed.), Fl. South. Afr. 22 : 56 (1976) ; Keay, Trees of Nigeria : 59 (1989) ; Hul, Fl. Gabon 34, Flacourt. : 40 (1995). — Type : *Oncoba spinosa* Forssk.

Ventenatia P. BEAUV., Fl. Oware et Bénin : 29, t. 17 (1804). — Type : *V. glauca* P. Beauv., Nigeria.

Lundia SCHUMACH., Beskr. Guin. Pl. : 231 (1827). — Type : *L. monocantha* Schumach., Ghana.

Lindackeria Presl, Rel. Haenk. 2 : 89 (1835). — Type : *L. laurina* Presl, Mexique.

Xylotheca Hochst., Flora 26 : 69 (1843). — Type : *X. kraussiana* Hochst., Natal.

Chlanis Klotzsch in Peters, Reise Mossamb. Bot. 1 : 145 (1861). — Type : *C. tettensis* Klotzsch, Mozambique.

Cerolepis Pierre, dessin imprimé de « *C. petiolaris* Pierre », distribué à plusieurs Herbiers, en janvier 1896 (cf. HUL 1995). — Type : *C. petiolaris* Pierre, Gabon.

Camptostylus Gilg, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 2 : 57 (1898). — Type : *C. caudatus* Gilg, Cameroun.

Caloncoba Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 458 (1908). — Type : *C. glauca* (P. Beauv.) Gilg, Nigeria.

Paraphyadanthe Mildbr., Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 7 : 402, fig. A-O (1920). — Type : *P. flagelliflora* Mildbr., Cameroun.

Arbres ou arbustes, inermes ou épineux. Feuilles alternes, stipulées, entières ou crénelées-dentées à dentées (à dents aiguës) ; pétiole renflé ou non au sommet.

Inflorescences pauci- ou multiflores portées sur des axes aériens ou parfois ± souterrains. Fleurs mâles ou femelles ou bisexuées (plantes polygames), en cymes, racèmes ou panicules. Sépales 3-4, imbriqués ; pétales 5-12, imbriqués (2-3 fois le nombre des sépales) ; étamines nombreuses (12-100) ; ovaire glabre ou pubescent, lisse ou échinulé à 2-8(-10) placentas pluriovulés ; style unique, entier ou ± profondément divisé en 2-8 (-10) branches stigmatiques.

Fruits : capsules parfois tardivement déhiscentes ou même indéhiscentes, lisses ou épineuses ; graines nombreuses, rarement 1-2, glabres ou pubescentes, avec un arille ± net.

NOTES : Bien que l'imprécision affectant sa définition soit dorénavant significativement réduite, le genre *Oncoba* s. lato n'est pas toujours facile à circonscrire. C'est le cas par exemple pour deux genres, *Peterodendron* et *Poggea*, dont les fruits ailés permettent seuls de les distinguer d'*Oncoba*. Toutefois, le fruit de ce dernier est si variable qu'on est en droit de se demander si ce seul caractère suffit par lui-même à fonder le maintien des deux genres précédents, surtout quand on sait que le fruit d'*O. flagelliflora* présente 10 crêtes plus ou moins épineuses.

Le Tableau 2 présente le nombre total d'espèces africaines (28 dont une existe également en Arabie : *O. spinosa*) et américaines (6), du genre *Oncoba*.

TABLEAU 2. — Nombre total des espèces du genre *Oncoba* Forssk. (34 espèces, dont 28 en Afrique et 6 en Amérique).

ESPÈCES AFRICAINES	ESPÈCES AMÉRICAINES
O. brachyanthera Oliv.	*O. latifolia* (Benth.) Eichler
O. breteleri Hul	*O. laurina* (Presl) Eichler
O. brevipes Stapf	*O. ovata* (Benth.) Eichler
O. bukobensis (Gilg) Hul & Breteler	*O. paludosa* (Benth.) Hul & Breteler
O. crepiniana De Wild. & T. Durand	*O. paraensis* (Kuhlm.) Hul & Breteler
O. cuneato-acuminata (De Wild.) Hul & Breteler	*O. pauciflora* (Benth.) Eichler
O. dentata Oliv.	
O. echinata Oliv.	
O. flagelliflora (Mildbr.) Hul	
O. fragrans Gilg	
O. gilgiana Sprague	
O. glauca (P. Beauv.) Planch.	
O. kivuensis (Bamps) Hul & Breteler	
O. kraussiana (Hochst.) Planch.	
O. lophocarpa Oliv.	
O. mannii Oliv.	
O. ngounyensis (Pellegr.) Hul	
O. ovalis Oliv.	
O. poggei Gürke	
O. routledgei Sprague	
O. schweinfurthii (Gilg) Hul & Breteler	
O. somalensis (Chiov.) Hul & Breteler	
O. spinosa Forssk.	
O. stipulata Oliv.	
O. subtomentosa (Gilg) Hul & Breteler	
O. suffruticosa (Milne-Redh.) Hul & Breteler	
O. tettensis (Klotzsch) Harv.	
O. welwitschii Oliv.	

LISTE DES ESPÈCES

Oncoba brachyanthera Oliv.

Fl. Trop. Afr. 1 : 116 (1868) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 188 (1954) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 18 (1968) ; Hul, Fl. Gabon 34, Flacourt. : 43 (1995). — Type : *Mann 829*, Sierra Leone (holo-, K).

Oncoba breteleri Hul

Fl. Gabon 34, Flacourt. : 55 (1995). — Type : *Wieringa et al. 2927*, Gabon (holo-, WAG).

Oncoba brevipes Stapf

J. Linn. Soc., Bot. 37 : 84 (1905). — Type : *Whyte s.n.*, 1904, Liberia (holo-, K).
Caloncoba brevipes (Stapf) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 459 (1908) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 188 (1954) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 134 (1974).

Oncoba bukobensis (Gilg) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Lindackeria bukobensis Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 465 (1908) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 34 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 320 (1974) ; Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 25 (1975) ; Friis, Wildenowia 20 : 127 (1991). — Type : *Stuhlmann 3895*, Tanzanie (lecto-, BR, choisi ici ; isolecto-, K).
Lindackeria schweinfurthii Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 465 (1908), p.p. ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 30 (1968). — Type : *Stuhlmann 2662*, Zaïre (lecto-, BR, choisi ici ; isolecto-, K).
Lindackeria mildbraedii Gilg in Mildbr., Deutsch. Zentr.-Afr. Exp. 1907-1908, 2 : 567 (1913) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 36 (1968). — Type : *Mildbraed 1208*,

Zaïre (holo-, B delet. ; iso-, HBG).
Lindackeria bequaertii De Wild., Pl. Bequaert. 5 : 407 (1932) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 35 (1968). —Type : *Bequaert 4864*, Zaïre (holo-, BR).
Lindackeria kivuensis Bamps, Bull. Jard. Bot. Et. Brux. 34 : 497 (1964) ; Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 33 (1968). — Type : *Gutzwiller 3253*, Zaïre (holo-, BR).

Oncoba crepiniana De Wild. & T. Durand

Ann. Mus. Congo Belge, Bot., ser. 2, 1 : 7 (1899). — *Caloncoba crepiniana* (De Wild. & T. Durand) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 400 (1908) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 24 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 136 (1974). — Type : *Dewevre 848*, Zaïre (holo-, BR).
Caloncoba schweinfurthii Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 461 (1908). — Type : *Schweinfurth 2964*, Zaïre (lecto-, P, choisi ici ; isolecto-, B, K, WU).
Caloncoba longipetiolata Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 460 (1908). — Type : *Stuhlmann 2941*, Zaïre (holo-, B delet. ; iso-, K).

Oncoba cuneato-acuminata (De Wild.) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Oncoba dentata Oliv. var. *cuneato-acuminata* De Wild., Miss. Laur. : 246 (1906). — *Lindackeria cuneato-acuminata* (De Wild.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 465 (1908) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 31 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 315 (1974). — Type : *Gillet 3013*, Zaïre (holo-, BR).
Lindackeria gilletii De Wild., Pl. Bequaert. 5 : 409 (1932). — Type : *Gillet s.n.*, 1926, Zaïre (holo-, BR).

Oncoba dentata Oliv.

Fl. Trop. Afr. 1 : 119 (1868) ; Hul, Fl. Gabon 34, Flacourt. : 52 (1995). — *Lindackeria dentata* (Oliv.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 465 (1908) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 189 (1954) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 32 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 316 (1974) ; Keay, Trees of Nigeria : 62 (1989). — Type : *Barter 1655*, Nigeria (lecto-, K, cf. Sleumer 1972 ; isolecto-, P).
Oncoba cailleri A. Chev. ex Hutch., Dalziel & Chipp in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr. 1 (1) : 162 (1927). — Type : *Chevalier* (leg. *Caille*) *18148*, Guinée (holo-, P).

Oncoba echinata Oliv.

Fl. Trop. Afr. 1 : 118 (1868) ; Hul, Fl. Gabon 34, Flacourt. : 52 (1995). — *Caloncoba echinata* (Oliv.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 464 (1908) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 188 (1954) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 122 (1974) ; Keay, Trees of Nigeria : 61 (1989). — Type : *Mann 805*, Sierra Leone (holo-, K).

Oncoba flagelliflora (Mildbr.) Hul

Fl. Gabon 34, Flacourt. : 60 (1995). — *Paraphyadanthe flagelliflora* Mildbr., Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 7 : 402, fig. A-O (1920) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 15 (1968). — *Caloncoba flagelliflora* (Mildbr.) Gilg ex Pellegr., Bull. Soc. Bot. France, Mémoires 1952 : 111 (1952) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 129 (1974). — Type : *Mildbraed 4475*, Cameroun (lecto-, HBG, cf. Hul 1995).
Paraphyadanthe flagelliflora var. *hydrophila* Mildbr., Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 7 : 404, fig. P (1920). — Type : *Mildbraed 8214*, Cameroun (lecto-, K, cf. Hul 1995).
Paraphyadanthe coriacea Mildbr., Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 7 : 404 (1920). — Type : *Mildbraed 7610*, Cameroun (holo-, B delet.).

Oncoba fragrans Gilg

Bot. Jahrb. Syst. 30 : 357 (1901). — *Lindackeria fragrans* (Gilg) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 466 (1908) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 314 (1974) ; Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 24 (1975). — Type : *Goetze 1411*, Tanzanie (holo-, B delet. ; iso-, BR, Z).

Oncoba gilgiana Sprague

Bull. Herb. Boiss. 2 : 1164 (1905). — *Caloncoba gilgiana* (Sprague) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 460 (1908) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 188 (1954) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 135 (1974) ; Keay, Trees of Nigeria : 61 (1989). — Type : *Garrett 14*, Sierra Leone (holo-, K).

Oncoba glauca (P. Beauv.) Planch.

In Hook. f., London J. Bot. 6 : 296 (1847) ; Oliv., Fl. Trop. Afr. 1 : 117 (1868) ; Hul, Fl. Gabon 34, Flacourt. : 44 (1995). — *Ventenatia glauca* P. Beauv., Fl. Oware et Bénin 1 : 30, t. 17 (1804). — *Caloncoba*

glauca (P. Beauv.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 459 (1908) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 188 (1954) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 26 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 131 (1974) ; Keay, Trees of Nigeria : 61 (1989). — Type : *P. de Beauvois s.n.*, Nigeria (holo-, G).

Oncoba klainei Pierre, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, n.s., 14 : 118 (1899). — Type : *Klaine 109*, Gabon (lecto-, P, cf. HUL 1995).

Oncoba kivuensis (Bamps) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Camptostylus kivuensis Bamps, Bull. Jard. Bot. Et. Brux. 34 : 495 (1964) ; Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 20 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 287 (1974). — Type : *Léonard 4053*, Zaïre (holo-, BR ; iso-, K).

Oncoba kraussiana (Hochst.) Planch.

In Hook. f., London J. Bot. 6 : 296 (1847). — *Xylotheca kraussiana* Hochst., Flora 26 : 69 (1843) ; Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 455 (1908) ; Killick in Ross (ed.), Fl. South. Afr. 22 : 58 (1976). — Type : *Krauss s.n.*, Natal (holo- non vu ; iso-, K « 352 in Herb. »).

Xylotheca lasiopetala Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 457 (1908). — Type : *Monteiro 12*, Mozambique (lecto-, P, choisi ici ; isolecto-, K).

Xylotheca kotzei Phill., Kew Bull. 1922 : 193 (1922). — Type : *Kotze s.n.*, Natal (holo-, PRE « *PRE 1479* » ; iso-, K « *PRE 3632* »).

Xylotheca kraussiana Hochst. var. *glabrifolia* Wild, Bol. Soc. Brot., ser. 2, 32 : 53 (1958). — Type : *Exell, Mendonça & Wild 698*, Mozambique (holo-, BM).

Oncoba latifolia (Benth.) Eichler

Mart. Fl. Bras. 13 : 440, t. 89, fig. 1 (1871) ; Warb. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf. 3 (6a) : 18 (1894). — *Lindackeria latifolia* Benth. in Hook., J. Kew Gard. Misc. 3 : 118 (1851) ; Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 465 (1908) ; Sleumer, Fl. Neotrop. 22, Flacourt. : 16 (1980). — *Mayna latifolia* (Benth.) Benth., J. Proc. Linn. Soc. Bot. 5, suppl. 2 : 80 (1861). — Type : *Spruce s.n.*, Brésil (lecto-, K, cf. SLEUMER 1980 ; isolecto-, BM, FI-Webb, G, M, MG, NY, P, W).

Oncoba laurina (Presl) Eichler

Mart. Fl. Bras. 13 : 442 (1871) ; Warb. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf. 3 (6a) : 18 (1894). — *Lindackeria laurina* Presl, Rel. Haenk. 2 : 89, t. 65 (1835) ; Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 465 (1908) ; Sleumer, Fl. Neotrop. 22, Flacourt. : 12 (1980). — *Mayna laurina* (Presl) Benth., J. Proc. Linn. Soc. Bot. 5, suppl. 2 : 81 (1861). — Type : *Haenke s.n.*, Mexique (holo-, PR).

Lindackeria verrucosa Karsten, Fl. Columb. 2 : 11, t. 106 (1862) ; Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 465 (1908). — *Oncoba verrucosa* (Karsten) Eichler, Mart. Fl. Bras. 13 : 440 (1871) ; Warb., in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf. 3 (6a) : 18 (1894). — *Mayna verrucosa* Karsten ex Jackson, Ind. Kew. 2 : 181 (1895). — Type : *Karsten s.n.*, Colombie (holo-, LE ; iso-, W).

Lindackeria vageleri Burret, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 9 : 54 (1924). — Type : *Vageler 64*, Colombie (holo-, B delet.).

Lindackeria nitida Killip & Schult., Bot. Mus. Leafl. 14 : 36 (1949). — Type : *Haught 2221*, Colombie (holo-, US ; iso-, COL, K, NY, VEN).

Oncoba lophocarpa Oliv.

Fl. Trop. Afr. 1 : 118 (1868). — *Paraphyadanthe lophocarpa* (Oliv.) Gilg in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf., ed. 2, 21 : 401 (1925). — *Caloncoba lophocarpa* (Oliv.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 462 (1908) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 188 (1954) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 130 (1974). — Type : *Mann 2162*, Cameroun (lecto-, K, cf. SLEUMER 1974 ; isolecto-, P).

Oncoba mannii Oliv.

Fl. Trop. Afr. 1 : 117 (1868) ; Hul, Fl. Gabon 34, Flacourt. : 56 (1995). — *Caloncoba mannii* (Oliv.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 462 (1908). — *Camptostylus mannii* (Oliv.) Gilg, Nat. Pflanzenf., ed. 2, 21 : 398 (1925) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 187 (1954) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 20 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 284 (1974) ; Keay, Trees of Nigeria : 61 (1989). — Type : *Mann 11*, Cameroun (lecto-, K, cf. SLEUMER 1974 ; isolecto-, P).

Oncoba aristata Oliv., Fl. Trop. Afr. 1 : 118 (1868). — *Caloncoba aristata* (Oliv.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 462 (1908). — *Caloncoba aristatus* (Oliv.) Gilg in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf., ed. 2, 21 : 398 (1925). — Type : *Mann 921*, Gabon (holo-, K).

Cerolepis petiolaris Pierre, dessins et analyses in Herb. en janv. 1896 ; Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, n.s., 13 : 111 (1899). — *Camptostylus petiolaris* (Pierre) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 451 (1908). — Type : *Klaine 249*, Gabon (lecto-, P, cf. HUL 1995).

Pyramidocarpus petiolaris Pierre ex A. Chev., Vég. Ut. Afr. Trop. Fr. 9, Bois du Gabon : 56 (1917), non *Cerolepis petiolaris* Pierre (1896). — Type : *Klaine 2219*, Gabon (holo-, P).

Oncoba ngounyensis (Pellegr.) Hul

Fl. Gabon 34 : 50 (1995). — *Lindackeria ngounyensis* Pellegr., Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. 29 : 591 (1923) ; Bull. Soc. Bot. France, Mémoires 1952 : 109 (1952). — Type : *Le Testu 2235*, Gabon (holo-, P ; iso-, BR, K, L, P, WAG).

Oncoba ovalis Oliv.

Fl. Trop. Afr. 1 : 118 (1868). — *Camptostylus ovalis* (Oliv.) Chipp, Kew Bull. 1923 : 266 (1923) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 187 (1954) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 286 (1974). — Type : *Mann 1196*, Cameroun (holo-, K).
Camptostylus caudatus Gilg, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 2 : 57 (1898). — Type : *Preuss s.n.*, 1896, Cameroun (holo-, B delet.).

Oncoba ovata (Benth.) Eichler

Mart. Fl. Bras. 13 : 441 (1871). — *Mayna ovata* Benth., J. Proc. Linn. Soc. Bot. 5, suppl. 2 : 81 (1861). — *Lindackeria ovata* (Benth.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 465 (1908) ; in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf., ed. 2, 21 : 404 (1925) ; Sleumer, Fl. Neotrop. 22 : 21 (1980). — Type : *Gardner 2396*, Brésil (holo-, K ; iso-, B delet., BM, FI-Webb, L, W).

Oncoba paludosa (Benth.) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Mayna paludosa Benth., J. Bot. 4 : 114 (1842) ; J. Proc. Linn. Soc. Bot. 5, suppl. 2 : 80 (1861). — *Carpotroche paludosa* (Benth.) Walpers, Repert. 1 : 203 (1842). — *Lindackeria paludosa* (Benth.) Gilg in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf., ed. 2, 21 : 404 (1925) ; Sleumer, Fl. Neotrop. 22 : 18 (1980). — Type : *Schomburgk 920*, Brésil (holo-, K ; iso-, F, FI-Webb, G, GH, K, L, P, US, W).
Mayna laxiflora Benth., J. Bot. 4 : 114 (1842) ; J. Proc. Linn. Soc. 5, suppl. 2 : 81 (1861). — *Carpotroche laxiflora* (Benth.) Walpers, Repert. 1 : 203 (1842). — *Oncoba maynensis* (Poeppig) Eichler var. *laxiflora* (Benth.) Eichler, Mart. Fl. Bras. 13 : 441 (1871). — *Lindackeria maynensis* Poeppig var. *laxiflora* (Benth.) Mart. ex Pittier et al., Cat. Fl. Venez. 2 : 166 (1947). — Type : *Schomburgk s.n.*, Venezuela (holo-, K ; iso-, W).
Lindackeria maynensis Poeppig, Nov. Gen. Sp. Pl. 3 : 63, t. 270 (1845) ; Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 465 (1908). — *Oncoba maynensis* (Poeppig) Eichler, Mart. Fl. Bras. 13 : 441 (1871) ; Warb. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf. 3 (6a) : 18 (1894). — Type : *Poeppig 2228*, Pérou (holo-, W ; iso-, B delet., F, G, L, NY, P).

Oncoba paraensis (Kuhlm.) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Lindackeria paraensis Kuhlm., Mem. Inst. Osw. Cruz 21 : 392, 406, t. 61, fig. 1 & 2, t. 62 & 63 (1928) ; Sleumer, Fl. Neotrop. 22 : 17 (1980). — Type : *Huber 1279*, Brésil (lecto-, RB, cf. SLEUMER 1980 ; isolecto-, B delet., G, K, U, US).

Oncoba pauciflora (Benth.) Eichler

Mart. Fl. Bras. 13 : 442 (1871) ; Warb. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf. 3 (6a) : 18 (1894). — *Lindackeria pauciflora* Benth. in Hook., J. Bot. Kew Gard. Misc. 3 : 118 (1851) ; Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 465 (1908) ; Sleumer, Fl. Neotrop. 22 : 15 (1980). — *Mayna pauciflora* (Benth.) Benth., J. Proc. Linn. Soc. Bot. 5, suppl. 2 : 81 (1861). — Type : *Spruce s.n.* (« *115* »), Brésil (holo-, K).

Oncoba poggei Gürke

Bot. Jahrb. Syst. 28 : 163 (1893). — *Lindackeria poggei* (Gürke) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 466 (1908), p.p. excl. *Welwitsch 886* ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 28 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 312 (1974). — Type : *Pogge 571*, Zaïre (holo-, B delet. ; iso-, BM).
Oncoba demeusei De Wild. & T. Durand, Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 39 : 54 (1900). — Type : *Demeuse 295*, Zaïre (lecto-, BR, choisi ici).

Oncoba routledgei Sprague

Gard. Chron., ser. 3, 49 : 323, fig. 145, 146 (1911) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 18 (1968) ; Sleumer, Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 16 (1975). — Type : *Dawe 650*, Ouganda (holo-, K).

Oncoba schweinfurthii (Gilg) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Lindackeria schweinfurthii Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 466 (1908), p.p. ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 30 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 322 (1974) ; Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 27 (1975) ; Friis, Wildenowia 20 : 127 (1991). — Type : *Schweinfurth 3070*, Soudan (lecto-, B delet., cf. SLEUMER 1974 ; isolecto-, K).

Oncoba somalensis (Chiov.) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Lindackeria somalensis Chiov., Result. Scient. Miss. Stefanini-Paoli Somalia Ital. 1 : 24 (1916) ; Friis, Wildenowia 20 ; 127 (1991). — Type : *Paoli 676*, Somalie (holo-, FI).

Lindackeria bukobensis p.p., sensu Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 320 (1974) ; Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 25 (1975), quoad specim. ex Somalie et Kenya, non Gilg (1908), s. str.

Oncoba spinosa Forssk.

Fl. Aegypt.-Arab. : 113 (1775) ; Guill., Perr. & A. Rich., Fl. Senegamb. Tent. : 32, t. 10 (1830) ; Oliv., Fl. Trop. Afr. 1 : 115 (1868) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 188 (1954) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 16 (1968) ; Sleumer, Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 16 (1975) ; Killick in Ross (ed.), Fl. South. Afr. 22 : 56 (1976) ; Keay, Trees of Nigeria : 59 (1989). — Type : *Herb. Forsskal 626*, Yémen (lecto-, C, choisi ici).

Lundia monacantha Schumach., Beskr. Guin. Pl. : 231 (1827). — *Oncoba monacantha* (Schumach.) Steud., Nom. Bot., ed. 2, 2 : 212 (1841). — Type : *Thonning 296*, Ghana (disparu, cf. KILLICK 1976).

Oncoba spinosa Forssk. var. *angolensis* Oliv., Fl. Trop. Afr. 1 : 116 (1868). — Type : *Welwitsch s.n.*, Angola (holo-, BM ; iso-, K).

Oncoba stipulata Oliv.

Trans. Linn. Soc. 29 : 31 (1873). — *Buchnerodendron stipulatum* (Oliv.) Bullock, Kew Bull. 1933 : 468 (1933). — *Lindackeria stipulata* (Oliv.) Milne-Redh. & Sleumer, Feddes Repert. 42 : 260 (1937) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 324 (1974) ; Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 28 (1975) ; Friis, Wildenowia 20 : 127 (1991). — Type : *Grant s.n.*, Tanzanie (holo-, K).

Lindackeria grewioides Sleumer, Feddes Repert. 41 : 121 (1936). — Type : *Peter 33144*, Tanzanie (holo-, B delet.).

Oncoba subtomentosa (Gilg) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Caloncoba subtomentosa Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 463 (1908) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 23 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 127 (1974). — Type : *Schweinfurth 3385*, Zaïre (holo-, B delet., cf. SLEUMER 1974 ; iso-, K).

Oncoba suffruticosa (Milne-Redh.) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Paraphyadanthe suffruticosa Milne-Redh. in Hook., Ic. Pl. : t. 3168 (1932). — *Caloncoba suffruticosa* (Milne-Redh.) Exell & Sleumer, Feddes Repert. 39 : 274 (1936) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 21 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 128 (1974). — Type : *Milne-Redhead 1133*, Zambie (holo-, K).

Caloncoba angolensis Exell & Sleumer, J. Bot. 73 : 228 (1935). — Type : *Young 757*, p.p., Angola (holo-, BM).

Oncoba tettensis (Klotzsch) Harv.

Fl. Cap. 2 : 584 (1862), p.p. ; Oliv., Fl. Trop. Afr. 1 : 116 (1868).

var. **tettensis**

Chlanis tettensis Klotzsch in Peters, Reise Mossamb., Bot. 1 : 145 (1861). — *Xylotheca tettensis* (Klotzsch) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 456 (1908) ; Sleumer, Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 19 (1975) ; Wild, Bol. Soc. Brot., ser. 2, 32 : 54 (1958), quoad var. *tettensis* ; Sleumer, Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. . 19 (1975), quoad var. *tettensis*. — Type : *Surcouf s.n.*, 10 déc. 1926, Mozambique (néo-, P, choisi ici).

var. **macrophylla** (Klotzsch) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Chlanis macrophylla Klotzsch in Peters, Reise Mozamb., Bot. 1 : 145 (1861). — *Oncoba macrophylla* (Klotzsch) Warb. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenf. 3 (6a) : 18 (1894). — *Xylotheca macro-*

phylla (Klotzsch) Sleumer, Feddes Repert. 45 : 20 (1938). — *Xylotheca tettensis* (Klotzsch) Gilg var. *macrophylla* (Klotzsch) Wild, Bol. Soc. Brot., ser. 2, 32 : 54 (1958) ; Sleumer, Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 19 (1975). — Type : *Surcouf s.n.*, 12 déc. 1926, Mozambique (néo-, P, choisi ici).
Oncoba petersiana Oliv., Fl. Trop. Afr. 1 : 116 (1868), nom. illeg., basé sur *Chlanis macrophylla* Klotzsch.
Oncoba stuhlmannii Gürke, Bot. Jahrb. Syst. 18 : 164 (1893). — *Xylotheca stuhlmannii* (Gürke) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 456 (1908). — Type : *Stuhlmann 707*, Mozambique (holo-, B delet. ; iso-, HBG).
Oncoba angustipetala De Wild., Pl. Nov. Herb. Hort. Then. 1 : 13, t. 4 (1904). — Type : *Luja 395*, Mozambique (holo-, BR).

var. **kirkii** (Oliv.) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Oncoba kirkii Oliv., Fl. Trop. Afr. 1 : 116 (1868). — *Xylotheca kirkii* (Oliv.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 445 (1908). — *Xylotheca tettensis* (Klotzsch) Gilg var. *kirkii* (Oliv.) Wild, Bol. Soc. Brot., ser. 2, 32 : 55 (1958) ; Sleumer, Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 21 (1975). — Type : *Kirk s.n.*, Tanzanie (holo-, K).
Xylotheca glutinosa Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 457 (1908). — Type : *Stuhlmann 8979*, Tanzanie (holo-, B delet.).

var. **fissistyla** (Warb.) Hul & Breteler, **comb. nov.**

Oncoba fissistyla Warb., Pflanzenw. Ost-Afr. C : 277 (1895). — *Xylotheca fissistyla* (Warb.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 455 (1908). — *Xylotheca tettensis* (Klotzsch) Gilg var. *fissistyla* (Warb.) Sleumer, Fl. Trop. E. Afr., Flacourt. : 21 (1975). — Type : *Stuhlmann 125*, Tanzanie (holo-, B delet. ; iso-, K).
Xylotheca holtzii Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 456 (1908). — Type : *Holtz 380* (holo-, B delet.).
Xylotheca sulcata Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 456 (1908). — Type : *Stuhlmann 6137* (holo-, B delet.).

Oncoba welwitschii Oliv.

Fl. Trop. Afr. 1 : 117 (1868) ; Hul, Fl. Gabon 34, Flacourt. : 46 (1995). — *Caloncoba welwitschii* (Oliv.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 40 : 462 (1908) ; Keay in Hutch. & Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 (1) : 188 (1954) ; Bamps, Fl. Congo, Rwanda et Burundi, Spermat., Flacourt. 1 : 22 (1968) ; Sleumer, Bot. Jahrb. Syst. 94 : 124 (1974) ; Keay, Trees of Nigeria : 61 (1989). — Type : *Welwitsch 537*, Angola (holo-, LISU ; iso-, BM, BR, COI, G, K, P).
Oncoba spireana Pierre, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris, n.s., 14 : 117 (1899). — Type : *Spire s.n.*, 1897, Congo (holo-, P).
Oncoba laurentii De Wild. & T. Durand, Ann. Mus. Congo Belge, Bot., ser. 2, 1 : 8 (1899). — Type : *Laurent s.n.*, Zaïre (holo-, BR).
Oncoba cauliflora Sleumer, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 12 : 86 (1934). — Type : *Schlieben 4254*, Tanzanie (lecto-, P; isolecto-, BM, BR, M ; cf. Hul 1995).

RÉFÉRENCES

Bamps P. 1968. — Flacourtiaceae 1 : 1-61. *Flore du Congo, du Rwanda et du Burundi*, Spermatophytes. Jardin botanique national de Belgique, Bruxelles.

Forsskal P. 1775. — *Flora Aegyptiaco-Arabica*. C. Niebuhr, Copenhagen.

Friis I. 1991. — Reinstatement of *Lindackeria somalensis* (Flacourtiaceae). *Wildenowia* 20 : 127-130.

Gilg E. 1898. — *Camptostylus*, eine neue Gattung der Flacourtiaceae. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 2 : 57-58.

Gilg E. 1908. — Flacourtiaceae Africanae. *Bot. Jahrb. Syst.* 40 : 444-518.

Gilg E. 1925. — Flacourtiaceae (Oncobeae) : 393-407, in Engler A. & Prantl K. (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, ed. 2, 21. Engelmann, Leipzig.

Hul S. 1995. — Flacourtiaceae : 1-82. *Flore du Gabon* 34. Mus. Natl. Hist. Nat., Laboratoire de Phanérogamie, Paris.

Hutchinson J., Dalziel J.M. & Chipp T.F. 1927. — Flacourtiaceae : 158-191, in Hutchinson J. & Dalziel J.M., *Flora of West Tropical Africa* 1 (1). Millbank, London.

Keay R.W.J. 1954. — Flacourtiaceae : 185-189, in Hutchinson J. & Dalziel J.M., *Flora of West Tropical Africa*, ed. 2, 1 (1). Millbank, London.

Keay R.W.J. 1989. — Flacourtiaceae : 53-62. *Trees of Nigeria*. Clarendon Press, Oxford.

Killick D.J.B. 1976. — Flacourtiaceae : 53-92, in Ross J.H. (ed.), *Flora of Southern Africa* 22. Department of Agriculture, Technical Services, Pretoria.

Oliver D. 1868. — Bixineae : 112-123. *Flora of Tropical Africa* 1. Covent Garden, London.

Pellegrin F. 1952. — Les Flacourtiacées du Gabon. *Bull. Soc. Bot. France*, Mémoires, 1952 : 105-121.

Sleumer H. 1936. — *Peterodendron*, eine neue Gattung der Flacourtiaceen in Ostafrika. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 13 : 356-359.

Sleumer H. 1974a. — Revision der Gattung *Caloncoba* Gilg (Flacourtiaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 94 : 120-138.

SLEUMER H. 1974b. — Revision der Gattung *Camptostylus* Gilg (Flacourtiaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 94 : 283-288.

SLEUMER H. 1974c. — Die afrikanischen Arten der Gattung *Lindackeria* Presl (Flacourtiaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 94 : 311-326.

SLEUMER H. 1975. — Flacourtiaceae : 1-68, in POLHILL R.M. (ed.), *Flora of Tropical East Africa.* Whitefriars Press, London and Tonbridge.

SLEUMER H. 1980. — Flacourtiaceae : 1-499, *Flora Neotropica* 22. The New York Botanical Garden, New York.

WARBURG O. 1894. — Erythrospermae, Oncobeae : 14-17, in ENGLER A. & PRANTL K., *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 3 (6a). Engelmann, Leipzig.

Manuscrit reçu le 21 mars 1997 ;
version révisée acceptée le 25 août 1997.

Une espèce nouvelle de *Streblus* (Moraceae) au Viêtnam : *Streblus vidalii* T.H. Nguyên

Tiên Hiêp NGUYÊN
Institut d'Écologie et des Ressources biologiques, Nghia Do, Tu Liem, Ha Nôi, Viêtnam.
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

MOTS CLÉS
Streblus vidalii, *Streblus* sect. *Tetrastigma*, Moraceae, Viêtnam.

RÉSUMÉ
Description d'une espèce nouvelle de *Streblus* (Moraceae) du nord du Viêtnam, *Streblus vidalii* T.H. Nguyên. La présence dans les fleurs femelles d'un style à 4 branches stigmatiques (au lieu de 2 généralement) et de 2-3 étamines dans les fleurs mâles (au lieu de 4-5 le plus souvent) permet de la distinguer des autres espèces et de la situer dans une section nouvelle de *Streblus*, sect. *Tetrastigma*.

KEY WORDS
Streblus vidalii, *Streblus* sect. *Tetrastigma*, Moraceae, Vietnam.

ABSTRACT
Description of a new species of *Streblus* (Moraceae) from the North of Vietnam, *Streblus vidalii* T.H. Nguyên. The presence in the female flowers of a style with 4 stigmatic branches (instead of 2 generally) and of 2-3 stamens in the male flowers (instead of 4-5 most often) allows to distinguish it from the other species and to range it in a new section of *Streblus*, sect. *Tetrastigma*.

Dans le cadre de la révision de la famille des Moracées pour la Flore du Cambodge, du Laos et du Viêtnam, l'étude des spécimens indéterminés de l'Herbier du Laboratoire de Botanique de l'Institut d'Écologie et des Ressources Biologique à Ha Nôi (HN), m'a conduit à découvrir une nouvelle espèce qui trouve place dans le genre *Streblus* Lour. (Moraceae). Ce genre compte 22 espèces réparties en Asie, dans l'aire malésienne et en Australie ; 8 espèces sont représentées dans la Péninsule indochinoise. Cette nouvelle espèce est caractérisée par un style divisé en 4 branches stigmatiques et des fleurs mâles à 2-3 étamines ; elle se rattache à une nouvelle section du genre *Streblus*, la sect. *Tetrastigma*.

STREBLUS sect. TETRASTIGMA T.H. Nguyên, sect. nov.

A ceteris sectionibus stylo quadrifido, ac floribus masculis 2-3-staminatis differt.

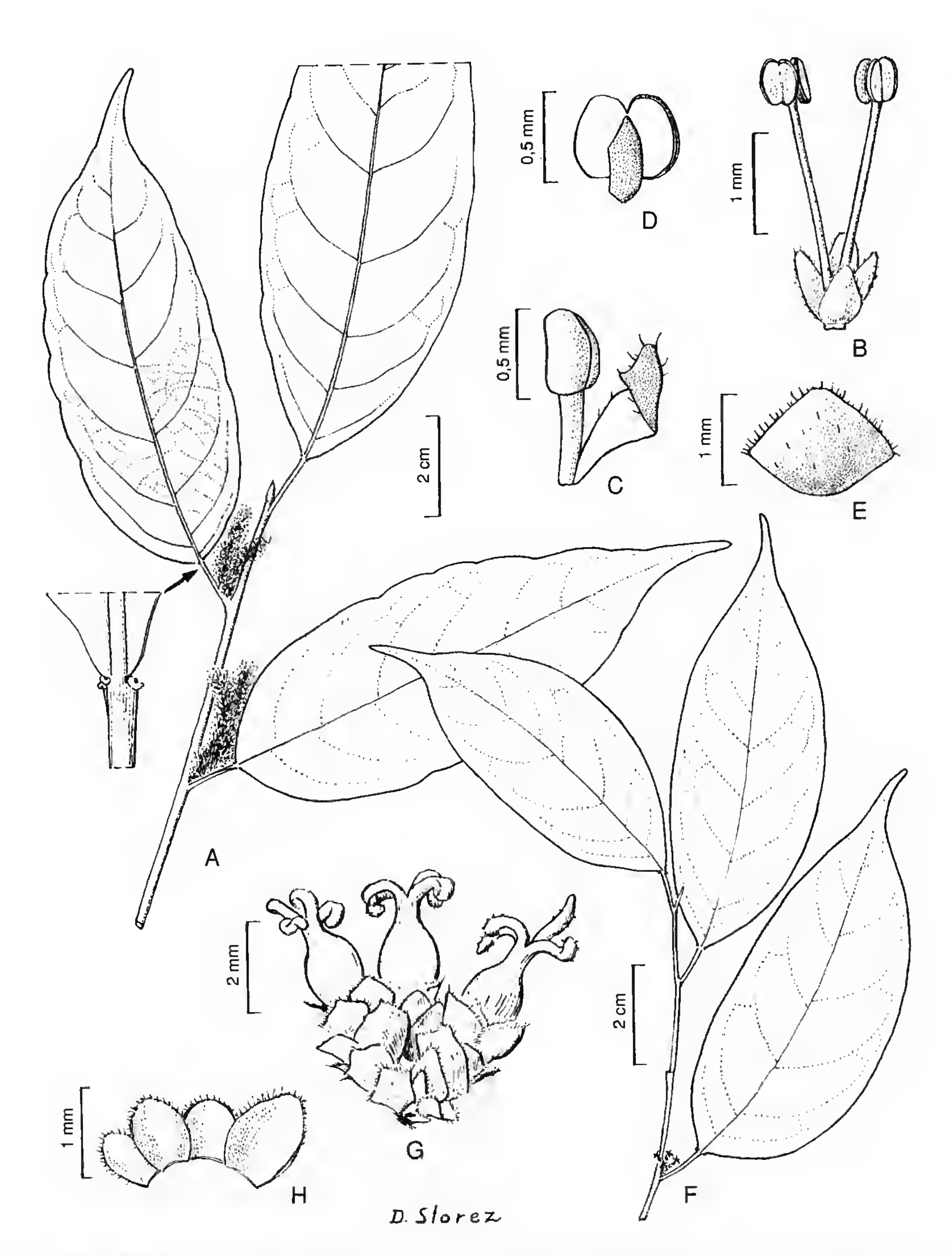


Fig. 1. — ***Streblus vidalii*** T.H. Nguyên : **A**, rameau feuillé avec inflorescences mâles ; **B**, fleur mâle ouverte ; **C**, anthère avec une pièce du périanthe ; **D**, anthère, face dorsale ; **E**, bractée des fleurs et des inflorescences mâles ; **F**, rameau feuillé avec inflorescences femelles ; **G**, inflorescence femelle ; **H**, pièces du périanthe, face interne, des fleurs femelles. (A-E, *Quan Van Co 256*, fl. mâles ; F-H, *Quan Van Co 254*, fl. femelles).

Arbres ou arbustes inermes. Feuilles entières, pétiolées, pourvues de glandes à la base du limbe. Plantes monoïques. Inflorescences axillaires, les mâles en épis solitaires ou groupés par 2-3. Fleurs mâles 2-3, sessiles, entourées d'une bractée sub-losangique ; périanthe à 3-4 pièces lancéolées ; étamines 2-3 ; anthères dorsifixes, à déhiscence longitudinale latérale ; pistillode absent. Fleurs femelles sessiles, groupées en épis très courts ; périanthe à 4 segments ovés-orbiculaires ; ovaire supère, globuleux ; style terminal, court ; branches stigmatiques 4. Fruits inconnus.

TYPE. — *Streblus vidalii* T.H. Nguyên.

Streblus vidalii T.H. Nguyên, **sp. nov.**

Foliis integris Streblus indicus *similis sed 10-12 nervis, arcuatis (non 32-40 rectis), 3-5 floribus femineis in spicas dispositis (non solitariis), stylo quadrifido (non bifido) bene distincta.*

TYPE. — *Quan Van Co 254*, Viêtnam, prov. Ha Giang, Bac Quang, Dông Tâm, 30 mars 1977, fl. femelles (holo-, HN ; photo-, P).

Arbre ou arbuste inerme, monoïque. Ramuscules très glabres. Feuilles alternes, membraneuses, lancéolées, de 7-13(-15) × 2,5-5 cm, atténuées et un peu obtuses avec deux glandes à la base, brusquement acuminées au sommet, glabres, entières ou peu ondulées sur le bord ; nervures secondaires pennées, 5-6 paires, arquées, confluentes en arcs marginaux près de la marge ; pétiole glabre, canaliculé, de 0,7-1 cm ; stipules latérales, tôt caduques.

Inflorescences mâles en épis axillaires, en forme de chatons, solitaires ou groupées par 2-3, sessiles ; bractées petites, sub-losangiques, ciliées sur le bord. Fleurs mâles 2-3, à l'aisselle d'une bractée ; périanthe lancéolé, à 3-4 pièces ciliées au bord ; étamines 2-3, à filets longs de 1,5-2 mm, courbes puis dressés ; anthères dorsifixes, orbiculaires, biloculaires, à déhiscence longitudinale latérale ; pistillode absent. Inflorescences femelles en épis axillaires de 5-6 mm, pauciflores (4-5 fleurs par épi) solitaires ou groupés par 2-3 ; périanthe à 4 pièces orbiculaires, de 1 mm, ciliées ; ovaire sessile, globuleux, dressé ; style court, divisé en 4 branches stigmatiques. Fruits inconnus. — Fig. 1.

PARATYPES. — *Quan Van Co 255*, Viêtnam, prov. Ha Giang, Bac Quang, Dông Tâm, 30 mars 1977, fl. femelles (P) ; *Quan Van Co 256*, ibid., fl. mâles (HN, P).

Remerciements
L'auteur adresse ses vifs remerciements au Professeur Ph. MORAT, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie, qui a pu le faire bénéficier d'un poste de Maître de Conférences invité et au Dr. J.E. VIDAL qui a bien voulu revoir ce manuscrit et rédiger les diagnoses latines.

Manuscrit reçu le 4 avril 1997 ;
version révisée acceptée le 26 mai 1997.

A new species of *Pentopetia* (Asclepiadaceae) from Madagascar

Jens KLACKENBERG
Naturhistoriska riksmuseet, Sektionen för fanerogambotanik,
S-104 05 Stockholm, Sweden.
klack@nrm.se

Laure CIVEYREL
Laboratoire de Paléoenvironnements et Palynologie, ISEM,
Université Montpellier II 34095, Montpellier cedex 05, France.
civeyrel@isem.isem.univ-montp2.fr

KEY WORDS
Pentopetia,
Asclepiadaceae,
Madagascar.

ABSTRACT
A new species, *Pentopetia lutea* from dry southern Madagascar, is described, illustrated and compared to other species of the genus. The pollen, in tetrads, is also described.

MOTS CLÉS
Pentopetia,
Asclepiadaceae,
Madagascar.

RÉSUMÉ
Une nouvelle espèce de région sèche du sud de Madagascar, *Pentopetia lutea*, est décrite, illustrée et comparée aux autres espèces du genre. Le pollen, en tétrades, est aussi décrit et illustré.

While preparing a volume of the subfamily Periplocoideae (Asclepiadaceae) for the "Flore de Madagascar et des Comores" and during the course of a pollen survey of plants encountered during a field trip in southern Madagascar, a new species, *Pentopetia lutea*, was found.

Pentopetia lutea Klack. & Civeyrel, **sp. nov.**

Species haec corolla vivide lutea a Pentiopetiae *speciebus ceteris differt, etiam foliis angustatis et subter dense pubescentibus, et coronae lobis curtis et subulatis dignoscenda.*

TYPUS.—*Civeyrel 1243*, Madagascar, Toliara prov., 17 km East of Toliara on Road N 7, East of "Montagne de la Table", 110 m, 20 Nov. 1994 (holo-, P; iso-, S, TAN).

Low suffrutescent twiner up to 1 m high, with milky latex, sometimes with short hairs but older branches glabrous. Leaves herbaceous, decussate, mostly on brachyblasts of which usually only one is present at each node; blade linear to narrowly elliptic or narrowly obovate, 20-45 × 1-7 mm, tapering at base into a short but distinct petiole, rounded to usually acute at the apex, glabrous

and bright green above, densely hairy below but with mid-rib almost glabrous; margin entire, revolute; venation faint above, pinnate and indistinctly looped to somewhat reticulate below; mid-rib even to usually impressed above when dry, distincly raised below; petiole 0.5-1 mm long, with short erect hairs in two lateral lines. Inflorescences very short, terminal on brachyblasts, shorter than adjacent leaves. Flowers pentamerous, actinomorphic, usually solitary or in pairs; pedicels 2-8 mm long, glabrous or with sparse small hairs just below the flower; bracts missing or 1 or 2 at base of pedicel, 1.5-3.5 mm long. Calyx lobes ovate, 4-4.7 × 2.3-2.8 mm, acute at apex, longer than the tube, glabrous to sparsely hairy on both sides, with a pair of colleters at each sinus. Corolla contorted with the right lobe margins overlying, not or slightly twisted to the left in bud, with the lobes fused for ca. 1/5 of their length into a tube, bright yellow; tube ca. 2.7 mm long, with 5 patches of long straight hairs below the stamens; lobes 1-1.1 × 0.5-0.6 cm, elliptic, acute at apex, with a slightly raised mid-nerve above ending abruptly at the corolla mouth, glabrous on inside but with sparse short hairs at the right half of the lobes outside. Corona lobes 5, free, corolline, inserted at the sinuses of the corolla lobes, 1.7-1.8 mm high, filiform, slightly bent inwards, much shorter than the staminal column, glabrous. Stamens in a column inserted at the mouth of the corolla tube just below the corona lobes; staminal column 4-4.4 mm high, pale brown; filaments 2-2.2 mm long, filiform, arched, glabrous; thecae 3-3.3 mm long, sagittate, dorsally hairy, with slightly protruding flat connective. Pollen carriers 2.3-2.7 mm long; spathe elliptic, ca. 1.3 mm long, impressed along mid-line on dorsal side, rather abruptly tapering at base into a distinct stalk; viscidium shoe-shaped. Ovary semi-inferior, with numerous ovules. Styles 2, distinct, united only just below the style head, 2-2.7 mm long. Style head conical. Follicles not seen.—Fig. 1, 2A.

DISTRIBUTION AND HABITAT.—*Pentopetia lutea* is distributed in the dry south-western part of Madagascar in rather sparse shrub and spiny vegetation, and is probably restricted to the Southern Domain phytogeographical area (after HUMBERT 1955). The type specimen was found near the Montagne de la Table on limestone soil and sympatric with all genera found in Madagascar of the subfamily Secamonoideae (except *Calyptranthera* Klack.) but no other representative of the subfamily Periplocoideae was found in the immediate area. At the same locality *Secamone bosseri* Klack., *S. geayi* Costantin & Gallaud, *Secamonopsis microphylla* Civeyrel & Klack., and *Pervillea phillipsonii* Klack. were present.

Flowering specimens of *Pentopetia lutea* have been seen from November and December.

PARATYPES.—MADAGASCAR: *Phillipson 2989*, Toliara, Cap Ste. Marie Reserve, SW of Tsiombe, 200 m, 1988 (P); *3039*, Toliara, SE of Tulear on Route Nationale 7, 15 km from town near La Table, 75 m, 1988 (P).

POLLEN.—The pollen grains are released in tetrads, either plane rhomboidal (Fig. 2B) or decussated tetrahedric tetrads (dimensions 97.3 (± 7) × 71.6 (± 6.9) µm). The tetrads are calymmated (GUINET 1965; VAN CAMPO & GUINET 1961) which means that there is a common wall separating the grains. This common wall is perforated with cross wall connections between the grains. Exine is smooth with a perforate tectum; those perforations are more abundant near the junctions of the grains (Fig. 2C). Under the tectum a granulate infratectum is observable in light microscopy. The thickness of the exine is ca. 1.5-2 µm. There are between 5-7 porate apertures usually in contact at grain boundaries (Fig. 2C). Rarely a solitary pore can be found on the distal face of one grain (Fig. 2B).

DISCUSSION.—*Pentopetia* Decne. is a genus endemic to Madagascar which is characterized by its distinct and sometimes very long and filiform corona lobes situated in the sinuses of the corolla lobes. *Pentopetia lutea* is furnished with rather short, although distinct, subulate corona lobes. Similar corona lobes are found in e.g. *P. cotoneaster* Decne. and *P. pinnata* Costantin & Gallaud. *Pentopetia lutea*, however, differs from these species as well as from all other species of *Pentopetia* by its thick, bright yellow petals, contrary to the white to red, greenish, or cream to pale yellow

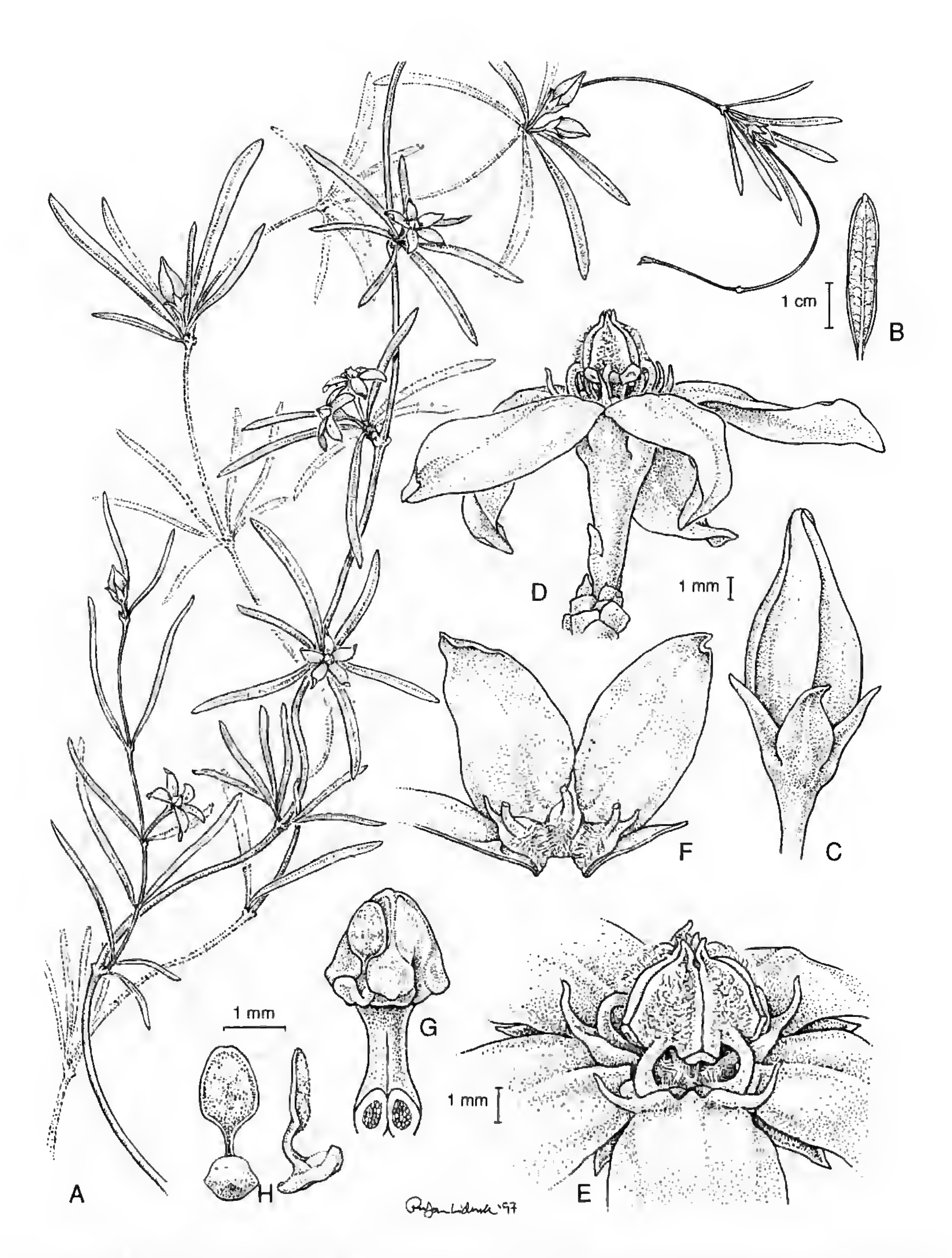


Fig. 1.—***Pentopetia lutea***: **A**, habit; **B**, leaf, adaxial side; **C**, flower in bud; **D**, one-flowered inflorescence; **E**, gynostegium and portion of corolla; **F**, portion of corolla from within (anthers removed); **G**, gynoecium showing style head with one translator, two mostly free styles and sectioned ovaries; **H**, translator. (A, *Phillipson 3039*; B, *Phillipson 2989*; C-H, *Civeyrel 1243*, spirit material).

coloured flowers otherwise found in the genus. *Pentopetia lutea* furthermore differs from all species of *Pentopetia*, except *P. dasynema* Choux, by its narrow leaves. It is easily separated from the latter species, however, by its thick indumentum of the leaves below and by its flowers being twice as large. A narrow-leaved and in habit somewhat similar taxon described as *P. linearifolia* Choux, is a species of *Secamone*, *S. geayi* Costantin & Gallaud.

Pentopetia lutea also shows affinity to *Cryptolepis albicans* Jumelle & Perrier, a cream-flowered Malagasy Periplocoideae placed in *Cryptolepis* due to its much reduced corona lobes. In addition to its short, although well developed, corona lobes, *P. lutea* differs from *C. albicans* also by its narrow leaves, by its bright yellow flowers as well as few-flowered inflorescences. They share, however, a thick leaf indumentum below.

Caution is highly appropriate when describing



Fig. 2.—***Pentopetia lutea***. Plant in the wild (*Civeyrel 1243*) and pollen morphology (SEM): **A**, habit; **B**, acetolysed rhomboidal tetrad, arrow indicating a pore on a distal face of the tetrad; **C**, detail of a square acetolysed tetrad showing the perforated tectum on the exine and the porate apertures. (Scale bars: A = 1 cm; B, C = 10 µm).

new *Pentopetia.* The variation between species and/or within species of *Pentopetia* is complicated, and either a number of species and varieties or just a few polymorphic species, could be proposed to explain the pattern. This has been discussed in length and detail by COSTANTIN & GALLAUD (1907a: 439, 1907b: 335), JUMELLE & PERRIER (1908a: 4, 1908b: 165) and CHOUX (1914: 221). *Pentopetia lutea*, however, is distinctly outside the morphological variation pattern of all known taxa of *Pentopetia*, and we do not hesitate to describe this new species.

The pollen morphology is in accordance with pollen of other species of *Pentopetia* (VERHOEVEN & VENTER 1994).

Acknowledgements

This research was supported by a grant from the European community in the program Human Capital and Mobility n° ERBCHBICT-930564 for L. CIVEYREL. The authors thank the Royal Botanical Gardens, Kew, the Director of the P.B.Z.T. and the Direction du Service des Eaux et Forêt in Madagascar for the help they provided L. CIVEYREL during her field trip and the Director from the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris for providing access to the Malagasy collection. The illustration was prepared by Pollyanna LIDMARK at the Swedish Museum of Natural History. This work is the n° 97-091 for ISEM Publications.

REFERENCES

CHOUX P. 1914.—Études biologiques sur les Asclépiadacées de Madagascar. *Ann. Mus. Colon. Marseille*, sér. 3, 2: 211-464.

COSTANTIN J. & GALLAUD P. 1907a.—Les *Pentopetia* malgacbes de l'Herbier du Muséum et la variation dans un genre exotique. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 13: 439-444.

COSTANTIN J. & GALLAUD P. 1907b.—Révision des Asclépiadacées de Madagascar. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér 9, 6: 333-362.

GUINET Ph. 1965.—Remarques sur les pollens composés à parois internes perforées. *Pollen et Spores* 7: 13-18.

HUMBERT H. 1955.—Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *Année Biol.*, sér. 3, 31: 439-448.

JUMELLE H. & PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1908a.—Une Nouvelle Asclépiadée à Caoutchouc, à Madagascar. *Le Caoutchouc & la Gutta-Percha*, 15 septembre, s.n.

JUMELLE H. & PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1908b.—Notes biologiques sur la végétation du nord-ouest de Madagascar; les Asclépiadacées. *Ann. Mus. Colon. Marseille*, sér. 2, 6: 131-239.

VAN CAMPO M. & GUINET Ph. 1961.—Les pollens composés. L'exemple des Mimosacées. *Pollens et Spores* 3: 201-218.

VERHOEVEN R.L. & VENTER H.J.T. 1994.—Pollen morphology of the Periplocaceae from Madagascar. *Grana* 33: 295-308.

Manuscript received 28 July 1997;
revised version accepted 15 September 1997.

Description et biologie d'une nouvelle espèce de *Virola* (Myristicaceae) de Guyane

Daniel SABATIER
ORSTOM, Laboratoire de Botanique, Institut de Botanique,
163 rue A. Broussonnet, 34000 Montpellier, France.
daniel.sabatier@wanadoo.fr

RÉSUMÉ
Description de *Virola kwatae* Sabatier, espèce nouvelle de Guyane française ; notes sur ses affinités taxonomiques, sa biologie et son écologie. Ce grand arbre forestier, jusqu'ici confondu avec *V. michelii* Heckel, a fait l'objet de nombreuses observations de terrain, relatives notamment à son système de dissémination, très spécialisé envers un petit nombre de frugivores, dont le plus efficace est le singe atèle (*Ateles paniscus*).

MOTS CLÉS
Virola, Myristicaceae, Guyane, sex-ratio, dissémination.

ABSTRACT
Virola kwatae Sabatier, a new species of forest tree from French Guyana, is described; its taxonomic affinities, and biological and ecological features are discussed. This species, previously confused with *V. michelii* Heckel, was observed extensively in the field, especially regarding its dispersal system, which is highly specialized for a few frugivores, the most efficient being the spider monkey (*Ateles paniscus*).

KEY WORDS
Virola, Myristicaceae, French Guiana, sex ratio, seed dispersal.

Diverses collections d'un *Virola* de Guyane française initialement identifiées comme *V. michelii* Heckel, diffèrent significativement de cette espèce par de nombreux caractères. Depuis 1980, les études écologiques menées dans la région Arataye-Nouragues (SABATIER 1983 ; FORGET 1988) font référence à *V. sp. nov.* ou *V. sp.1* pour nommer cette espèce. L'étude botanique des spécimens d'herbier collectés durant ces travaux a confirmé que ces remarquables grands arbres qui émergent de la canopée appartiennent à une espèce inédite.

Virola kwatae Sabatier, **sp. nov.**

Arbor dioecia altissima usque 55 m alta, anteridibus deltatis usque ad 1,5-3,5 m altis. Lamina foliorum chartacea, lanceolata vel elliptica-oblonga, 7-22 cm longa, 2,5-6 cm lata, subtus pallida. Species foliis juvenilibus pubescentibus, trichomatibus dendriticis, foliis maturis glabrescentibus (aliquando basi vix sparsim puberulis stellatis), fructibus magnis glabrescentibus a congeneribus diversa. — Fig. 1.

TYPE. — *Sabatier 931*, Guyane française, Rivière Arataye, Saut Pararé, fl. ♀, 31 juil. 1984 (holo-, P ; iso-, CAY, INPA, MG, K, NY, U, US).

Arbre dioïque atteignant 55 m de hauteur avec un fût de 110 cm de diamètre, toujours pourvu de grands contreforts deltoïdes, peu ou pas ramifiés pouvant atteindre 3,5 m de hauteur ; rhytidome grisâtre à noirâtre, cassant, plus ou moins fissuré verticalement, exsudation d'un liquide rouge pâle à la coupe de l'écorce. Très jeunes rameaux pubérulents, pilosité brun-ocre très rapidement caduque, poils étoilés d'environ 0,2 mm de diamètre ; rameaux plus âgés glabres ou glabrescents, verts sur le frais, lisses ou légèrement verruqueux, devenant noirâtres et sillonnés avec l'âge.

Limbe chartacé, lancéolé-elliptique ou oblong-elliptique, 7-22 × 2,5-6 cm (jusqu'à 31 × 9 cm chez les jeunes individus) ; base plus ou moins atténuée à obtuse, décurrente sur le pétiole, souvent révolutée ; sommet rétréci, acuminé ; face supérieure glabre, très finement et uniformément ponctuée (bien visible sur matériel sec lorsque celui-ci noircit au séchage chez les feuilles jeunes) ; face inférieure très densément pubescente brun-ocre chez les feuilles juvéniles. Poils du limbe d'aspect dendritique, ramifiés dès la base, 0,3-0,5 mm de hauteur, avec 6-11 ramifications de 0,1-0,4 mm de longueur ; poils d'aspect étoilé sur la nervure primaire, 0,15-0,2 mm de diamètre. Cette pilosité est très rapidement caduque (aspect pelucheux), laissant quelques poils résiduels, généralement d'aspect étoilé, à la base et sur la nervure primaire. Sur le frais, la face inférieure prend souvent une couleur gris perle. Nervure primaire déprimée à la face supérieure sauf dans sa partie médiane où elle devient généralement proéminente-filiforme ; 15-27 paires de nervures secondaires brochidodromes, planes ou imprimées dessus, légèrement proéminentes dessous ; nervures tertiaires presque parallèles, nervilles formant un réseau dense (0,5 mm) généralement peu visible. Pétiole canaliculé, 6-11 mm de longueur et 1,5-2 mm de diamètre, glabrescent ou garni de poils étoilés épars.

Inflorescences en panicules de cymes, apparaissant à l'aisselle de feuilles plus ou moins réduites, dans la partie proximale des unités de croissance en cours de développement ; axes anguleux-comprimés sur le sec mais lisses-turgescents sur le frais, pubérulents brun-ocre à poils étoilés d'environ 0,15 mm de diamètre, denses et tardivement caducs, ramifications souvent opposées ; fleurs groupées en glomérules constitués d'une succession de fascicules axilés par des bractées ; bractées caduques, orbiculaires, de 4-5 mm de diamètre, brun-ocre, pubérulentes à poils étoilés denses. Inflorescences mâles à 1-2 ordres de ramification, 2-4 paires d'axes secondaires ; 6-8 fleurs par fascicule ; inflorescences femelles peu ramifiées, 2-3 paires de glomérules latéraux, 3-5 fleurs par fascicule.

Fleurs jaune-orangé à périanthe trilobé légèrement charnu ; lobes de plus de 1/3 de la longueur du périanthe ; face externe pubérulente à poils étoilés denses ; face interne garnie de poils simples, peu denses, d'aspect cireux. Fleurs mâles d'environ 4 mm de longueur, périanthe de 2 mm ; androcée de 1,5-2 mm de longueur, androphore ténu, d'environ 1 mm de longueur, quelquefois prolongé au delà des anthères par un filament caduc ; 4-5 anthères unies sur toute leur longueur, de 0,6-0,7 mm de longueur. Fleurs femelles légèrement plus grandes, environ 5 mm, le périanthe de 2,5 mm ; ovaire ovoïde à base tronquée et suture latérale déprimée, densément pubérulent ocre, à poils étoilés ; stigmate bilabié, oblique, vert-pâle sur le frais.

Fruits mûrs ovoïdes, 4-5(-6,5) × 3,5-4 cm, à suture peu marquée, glabrescents, luisants, vert-jaunâtre à jaune orangé ; valves épaisses, 0,8 cm sur le frais, 0,3 cm sur le sec, orangé-pâle à l'intérieur ; graine ovoïde, 2,3-3(-3,5) × 1,5-2,2 cm, à surface lisse marquée de dépressions longitudinales ; arille rouge vif, laciniée sauf près de la base, épaisse de 1-1,5 mm.

L'épithète *kwatae* fait référence aux singes-araignées, ou atèles (*Ateles paniscus*), localement nommés kwata dans plusieurs langues, qui consomment abondamment les fruits de ce *Virola* (SABATIER 1983).

PARATYPES. — GUYANE FRANÇAISE : *Granville 3206*, Montsinery, piste de « Risquetout », fr., 4 déc. 1979 (CAY) ; *3698*, sommet Tabulaire (fl. ♂), 1 sep. 1980 (CAY, P) ; *Mori & Boom 15017*, Saül, Monts La Fumée, fl., 2 oct. 1982 (CAY, NY) ; *Mori, Gracie & Snyder 23976*, Saül, route de Bélizon, fr., 20 sep. 1994 (CAY, NY) ; *Poncy 1013*, station des Nouragues, fr., 1 mars 1996 (CAY, P) ; *Riera & Joly 2034*, station des Nouragues, fr., 14 nov. 1994 (CAY, P) ; *Sabatier 793*, rivière Arataye, Saut Pararé, arbre n° 1059, fr., 18 oct. 1983 (CAY, NY, P), même individu

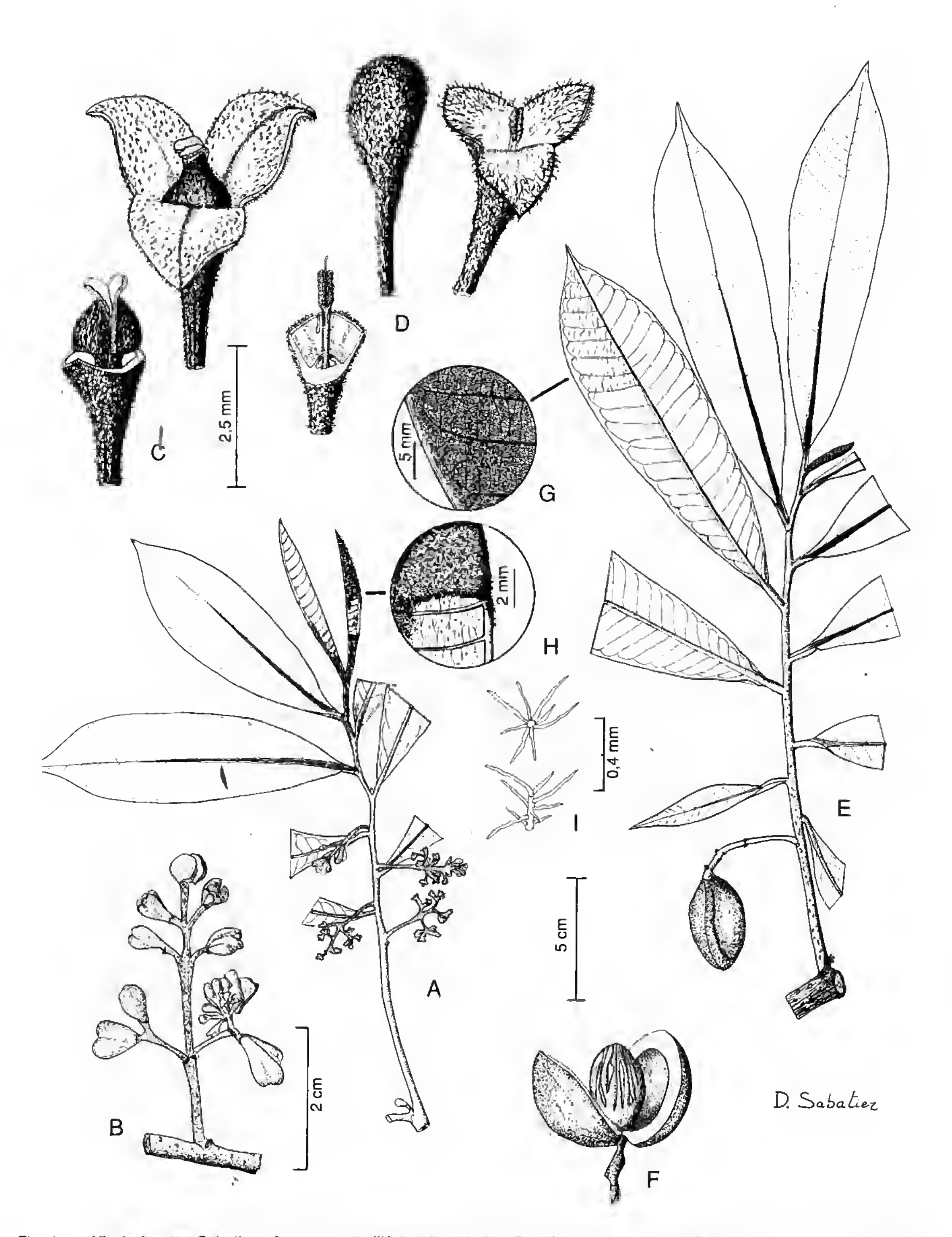


Fig. 1. — ***Virola kwatae*** Sabatier : **A**, rameau feuillé florifère (fl. ♀) ; **B**, inflorescence ♂ partiellement épanouie ; **C**, fleurs ♀ ; **D**, fleurs ♂ ; **E**, rameau feuillé fructifère ; **F**, fruit mûr ; **G**, face inférieure d'une feuille mature ; **H**, face inférieure d'une très jeune feuille ; **I**, poils dendritiques de la face inférieure des jeunes feuilles en vue apicale (haut) et latérale (bas). A, C, H, I, *Sabatier 931* ; B, D, *Sabatier 930* ; E, F, G, *Sabatier 793*.

que le type ; *930*, rivière Arataye, Saut Pararé (fl. ♂), 31 juil. 1984 (CAY, NY, P) ; *959*, rivière Arataye, Saut Pararé (fl. ♀), 18 août 1984 (CAY) ; *1080*, fleuve Sinnamary, Petit Saut, stér., 11 mai 1985 (CAY), échantillon de bois CTFw 30120 ; *Sabatier & Prévost 2123*, fleuve Sinnamary, Petit Saut, stér., 27 juin 1988 (CAY), échantillon de bois CTFw 31278.

AFFINITÉS. — *Virola kwatae* appartient au groupe « Surinamenses », sensu SMITH (1937) et ne s'en écarte que par la présence de poils dendritiques au lieu d'un trichome uniforme d'aspect étoilé, cependant ces poils sont également sessiles.

Par sa stature et ses grands contreforts *V. kwatae* peut être comparé à *V. surinamensis* (Rol.) Warb., mais ce dernier est inféodé aux milieux marécageux (RODRIGUES 1980) ; il diffère nettement de *V. michelii* (avec lequel il a été souvent confondu), qui se caractérise notamment par une stature moindre, des contreforts beaucoup moins développés, la nervure primaire déprimée sur toute la longueur de la face supérieure et le tomentum brun, non caduc des carpelles. De ces deux espèces proches, qu'il côtoie en forêt ainsi que des autres espèces du groupe « Surinamenses », il se distingue nettement par la pilosité du limbe très rapidement caduque, faite principalement de poils dendritiques, au lieu d'un indument pubérulent constitué exclusivement de minuscules poils étoilés (0,1-0,2 mm de diam.) peu caducs et aussi par la grande dimension des fruits, comparable à celle de *V. megacarpa* A.H. Gentry et de *V. dixonii* Little du groupe « Rugulosae ».

ANATOMIE DU BOIS (Texte de P. DÉTIENNE, CIRAD-Forêt, Laboratoire d'anatomie ; comm. pers.). — Le bois parfait a une teinte beige clair qui ne le différencie pas ou très peu de l'aubier. Son grain paraît plutôt fin, sa maille est rendue perceptible par sa couleur marron. Sa densité à 12% d'humidité se situe vers 0,5-0,6.

L'anatomie du bois de *Virola kwatae* est très semblable à celle des autres espèces signalées en Guyane française (DÉTIENNE & JACQUET 1983 ; LOUREIRO et al. 1989) si bien qu'aucun critère ne permet de le séparer d'une façon nette. Seule la taille et la fréquence des vaisseaux, qui sont des caractères un peu variables donc pas très fiables, font apparaître des nuances : les vaisseaux de *V. kwatae* sont généralement plus larges que ceux de *V. michelii*, de *V. multicostata* Ducke et de *V. sebifera* Aubl. (160-170 µm contre 110-140 µm en moyenne) et un peu moins nombreux que ceux de *V. surinamensis* (6 à 9 contre 2 à 5 par mm²).

ÉLÉMENTS DE BIOLOGIE ET D'ÉCOLOGIE. — **Architecture** : dans les jeunes stades, l'organisation des axes est typique du modèle de Massart avec un tronc monopodial, orthotrope à croissance et ramification rythmiques portant des pseudo-verticilles de branches plagiotropes ; les sujets plus avancés manifestent, à l'extrémité des rameaux des étages inférieurs, une ramification par réitération totale particulièrement développée qui confère à la cime une physionomie en « porte manteaux » comparable à celle décrite par LOUBRY (1994) chez *V. surinamensis.*
Sex-ratio : D'après l'étude des individus fertiles recensés en août 1984 sur 15 ha au site Arataye Saut Pararé, le nombre de pieds femelles semble supérieur à celui des mâles (24 ♀ ; 13 ♂ et 14 stériles de plus de 30 cm de diamètre à 1,3 m) ; cependant si, comme cela a été observé chez *V. michelii* et *V. surinamensis* (LOUBRY 1994), les floraisons des individus ♂ sont beaucoup plus dispersées que celles des ♀, ce rapport pourrait en réalité être plus équilibré dans la population ; de nombreux individus stériles seraient des ♂ dont la floraison n'est pas en phase avec le pic de floraison des ♀. Toutefois pour une même période de floraison, le sex-ratio est nettement en faveur des femelles, situation inverse de celle rencontrée en Amazonie centrale chez *V. calophylla* Warb (ACKERLY et al. 1990).
Densité de population : Au site Arataye Saut Pararé où l'espèce est abondante, la densité des arbres de plus de 30 cm de diamètre (à 1,3 m) est de 3,4/ha (51 individus pour 15 ha). Par contre dans les autre sites de Guyane où l'espèce a été rencontrée (Nouragues, Petit Saut, Saül, Risquetout) l'espèce est moins abondante ; à Saül elle est légèrement plus commune que *V. michelii* (S. MORI comm. pers.) ; la densité est d'environ 1/ha aux Nouragues d'après un relevé sur 8 ha (PRÉVOST & SABATIER données inédites). Dans tous les cas la distribution des pieds est grégaire.

Phénologie : La floraison a été observée en juillet-août et la fructification de novembre à mars ; la saisonnalité est comparable à celle de *V. michelii* (LOUBRY 1994). Une fructification peut donner de 1000 à 16500 fruits par individu et s'étaler sur 1 à 3 mois avec une période de forte intensité de 2 à 3 semaines (SABATIER 1983).

Dissémination : Au site Arataye, d'après des dénombrements effectués en 1981 sur six arbres adultes (SABATIER 1983), les singes atèles (*Ateles paniscus*) disséminent plus de 50% des graines produites et les toucans (principalement *Ramphastos tucanus*) environ 13% ; plus du quart de la production (28,5%) tombe au sol. Les prédateurs arboricoles (principalement des Psittacidae) consomment environ 3,5% des graines dans la couronne et les prédateurs terrestres font disparaître la quasi-totalité des graines se trouvant au sol sous la couronne des arbres ; près de 40% sont détruites par les pécaris (*Tayassu tajacu*) et près de 60% sont consommées ou disséminées par des rongeurs confectionneurs de caches (*Dasyprocta leporina, Myoprocta exilis, Proechimys cuvieri*). Les fruits de ce *Virola* sont donc consommés par un petit nombre de frugivores, dont le principal est le singe atèle. En ouvrant les fruits au tout premier stade de maturité, avant leur déhiscence naturelle, ces derniers ont en quelque sorte priorité sur les toucans qui recherchent les fruits ouverts. *Virola kwatae* doit être classé parmi les espèces très spécialisées vis-à-vis des frugivores disséminateurs, plus encore que *V. nobilis* A.C. Smith, considéré par HOWE (1993) comme un exemple très net de spécialisation, dont seulement 50% des graines produites sont disséminées par les frugivores avec un consommateur-disséminateur préférentiel (*Ramphastos swaisonii*) qui n'est responsable que de 35% de cette dissémination (moins de 20% des graines produites).

Pour les frugivores, la taille des graines peut modifier l'accessibilité. Cependant, elle ne semble pas expliquer le relatif désintérêt du singe hurleur (*Alouatta seniculus*) envers les fruits de *V. kwatae*. Cet autre frugivore de grande taille ne les consomme qu'irrégulièrement, parfois intensément (JULLIOT 1996), d'autres fois beaucoup moins (JULLIOT & SABATIER 1993 ; SIMMEN & SABATIER 1996). Il peut même délaisser cette ressource alors qu'il rencontre des arbres producteurs sur son trajet (SABATIER 1983), ce qui suggère un comportement de choix alimentaire plutôt qu'une compétition interspécifique.

L'impact des atèles sur le « système de dissémination » de *V. kwatae* est important ; FORGET (1988), FORGET & SABATIER (1997) rapprochent la dispersion spatiale des plantules et jeunes stades de celle des voies préférentielles de circulation de ces singes dans la canopée.

Délai de germination : 3 à 8 semaines pour des graines enterrées (voir également FORGET 1988).

Croissance : FORGET (1988) mentionne une croissance maximale de près de 1 m par an pour l'axe orthotrope des jeunes sujets. Mais en étudiant le stade plantule en sous-bois (site Arataye), il observe une mortalité très forte et une croissance limitée (92,5% des plantules ont disparu en 34 mois, la plupart des survivantes croissent de moins de 10 cm en 16 mois) ; le tempérament de cette espèce serait plus héliophile que celui de *V. michelii*, pour lequel il observe une moindre mortalité.

NOM VERNACULAIRE. — (idiome Paramaka) « Gaan busi mulumba », d'après M. M'BOLA, prospecteur forestier.

RÉPARTITION. — Comme semble l'indiquer l'existence d'un nom Paramaka, l'espèce pourrait être présente au Surinam, et donc ne pas être endémique de Guyane Française. Seule l'étude systématique des échantillons collectés dans les pays voisins pourrait l'attester. Pour l'instant, *V. kwatae* n'est connu que de quelques localités du centre et du nord de la Guyane.

Remerciements

Pierre DÉTIENNE, Scott MORI, Odile PONCY et Marie-Françoise PRÉVOST, sont vivement remerciés pour leur contribution et leur aide.

RÉFÉRENCES

ACKERLY D.D., RANKIN-DE-MERONA J.M. & RODRIGUES W.A. 1990. — Tree densities and sex ratios in breeding populations of dioecious Central Amazonian Myristicaceae. *Journal of Tropical*

Ecology 6 : 239-248.
DÉTIENNE P. & JACQUET P. 1983. — *Atlas d'identification des bois de l'Amazonie et des régions voisines.* Centre Technique Forestier Tropical, Nogent sur Marne.
FORGET P.-M. 1988. — *Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt guyanaise.* Thèse Univ. Paris 6, 245 p.
FORGET P.-M. & SABATIER D. 1997. — Dynamics of the seedling shadow of a frugivores-dispersed tree species in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 13 : 767-773.
HOWE H.F. 1993. — Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. *Vegetatio* 107/108 : 149-162.
JULLIOT C. 1996. — Fruit choice by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *American Journal of Primatology* 40 : 261-282.
JULLIOT C. & SABATIER D. 1993. — Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14 : 527-549.
LOUBRY D. 1994. — *Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5° lat. N.).* Thèse Univ. Paris 6, 394 p. + annexes.
LOUREIRO A., DE FREITAS M.C. & DE VASCONCELLOS F.J. 1989. — Estudo anatômico de 24 espécies do gênero *Virola* (Myristicaceae) da Amazônia. *Acta Amazônica* 19 : 415-465.
RODRIGUES W.A. 1980. — Revisão taxonômica das espécies de *Virola* Aublet (Myristicaceae) do Brasil. *Acta Amazônica* 10 : 1-127.
SABATIER D. 1983. — *Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses.* Thèse Univ. Montpellier, 238 p. + annexes.
SIMMEN B. & SABATIER D. 1996. — Diets of somme French Guianan primates : food composition and food choices. *International Journal of Primatology* 17 : 661-693.
SMITH A.C. & WODEHOUSE R.P. 1937. — The American species of Myristicaceae. *Brittonia* 2 : 393-527.

Manuscrit reçu le 13 décembre 1996 ;
version révisée acceptée le 29 août 1997.

Colophospermum reduced to *Hardwickia* (Leguminosae-Caesalpinioideae)

F.J. BRETELER
Herbarium Vadense,
Foulkesweg 37, 6703 BL Wageningen, The Netherlands.
frans.breteler@algem.pt.wau.nl

Ian K. FERGUSON
The Herbarium, Royal Botanic Gardens, Kew,
Richmond, Surrey TW9 3AB, United Kingdom.
k.ferguson@rbgkew.org.uk

Peter E. GASSON
Jodrell Laboratory, Royal Botanic Gardens, Kew,
Richmond, Surrey TW9 3AB, United Kingdom.
p.gasson@rbgkew.org.uk

Ben J.H. ter WELLE
Herbarium, Instituut voor Systematische Plantkunde,
Postbus 80102, 3508 TC Utrecht, The Netherlands.

KEY WORDS
Colophospermum,
Hardwickia,
India,
Southern Africa,
Mopane.

ABSTRACT
The genus *Colophospermum*, described in 1949, known from its only species *C. mopane* from southern Africa, is congeneric with the monotypic *Hardwickia* described from India in 1811. The new combination *H. mopane* is made. The taxonomic study is accompanied by a palynological as well as a wood anatomical study.

MOTS CLÉS
Colophospermum,
Hardwickia,
Inde,
Afrique méridionale,
Mopane.

RÉSUMÉ
Le genre *Colophospermum*, décrit en 1949, connu par son unique espèce *C. mopane* d'Afrique tropicale méridionale, paraît congénérique de *Hardwickia*, genre monotypique décrit de l'Inde en 1811. La nouvelle combinaison *H. mopane* est proposée. L'étude taxonomique est accompagnée des résultats de recherches palynologiques et anatomiques du bois.

Hardwickia was described by ROXBURGH and illustrated in his Plants of the Coast of Coromandel in 1811, based on *H. binata* (Fig. 1). Two more species *H. pinnata* Roxb. ex DC. (1825) and *H. alternifolia* (Elm.) Elm. (ELMER 1907, 1908) were described later, but afterwards both proved to belong in the genus *Kingiodendron* Harms (KNAAP-VAN MEEUWEN 1970) rendering the genus monotypic again. *Hardwickia* differs from *Kingiodendron* notably in having only two leaflets with flabellately arranged nerves and in lacking bracteoles on the flower stipe. Also, the wood of *Hardwickia* differs significantly from that of *Kingiodendron* in lacking axial gum ducts (KNAAP-VAN MEEUWEN 1970).

LÉONARD (1949) described *Colophospermum* to



Hardwickia binata

Fig. 1.—***Hardwickia binata***: plate 209, reproduced from ROXBURGH (1811).

accommodate the aberrant *Copaifera*? (*Colophospermum*) *mopane* Kirk ex Benth. BENTHAM (1865a), on account of having fruiting material only, did not want to describe it as a genus distinct from *Copaifera*, although KIRK, the collector of the type, suggested this, and proposed *Colophospermum* as its name. LÉONARD's original publication of *Colophospermum* does not show that any comparison was made with extra African genera, although *Copaifera* as well as *Hardwickia* were currently classified (BENTHAM 1865b; TAUBERT 1894) in the same tribe namely Cynometreae, which are now named Detarieae. Most characters which are mentioned by LÉONARD to distinguish *Colophospermum* from *Copaifera* are in fact characters that characterize

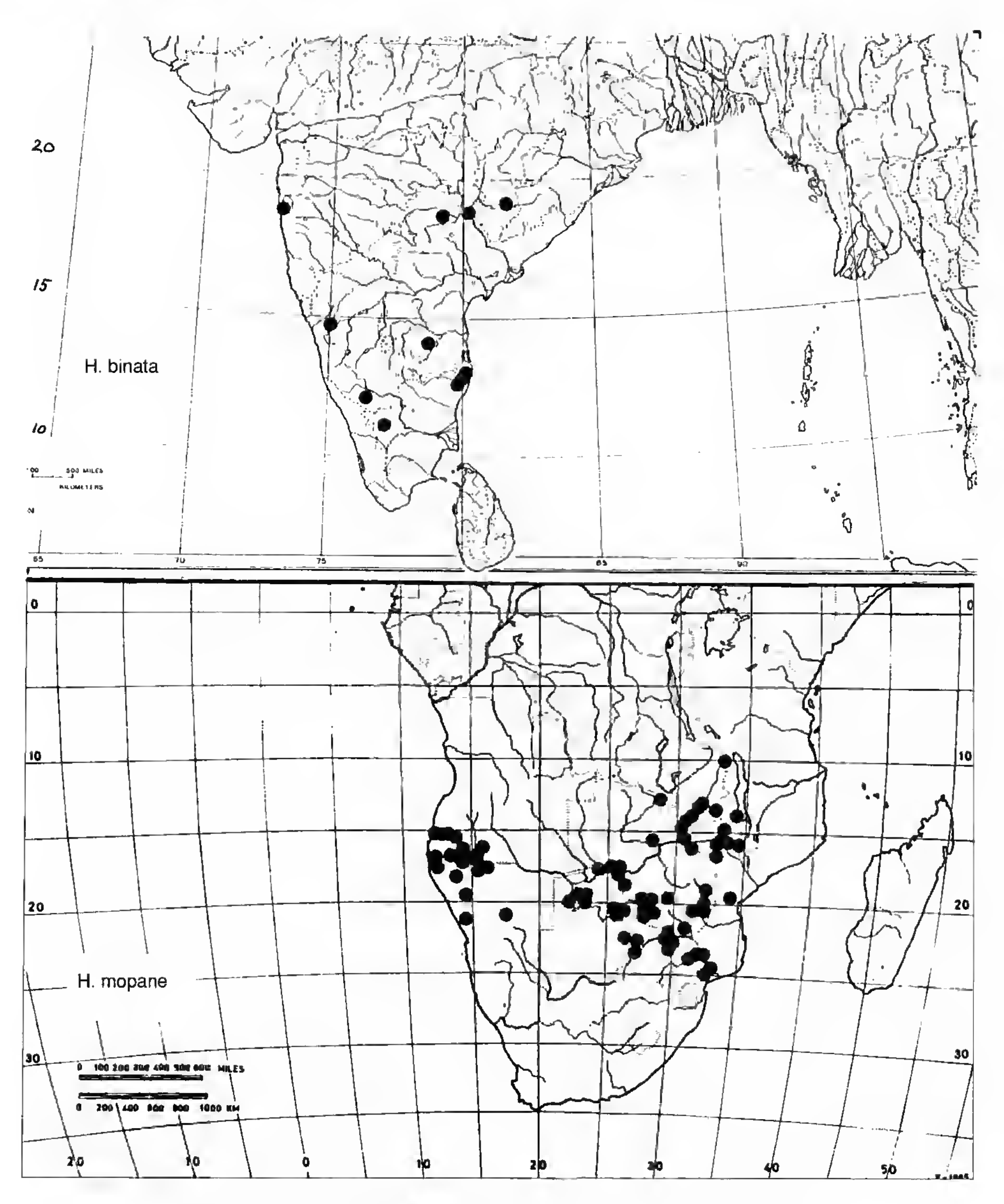


Fig. 2.—Distribution of ***Hardwickia binata*** (above) and of ***H. mopane*** (below).

Hardwickia, such as the foliaceous "prolongation" of the leaf rachis, the absence of bracteoles, the single ovule, and the corrugated cotyledons. More characters that are common to both genera can be added, such as those found in the pollen structure (GRAHAM & BARKER 1981; this paper) and in the basic chromosome number (GOLDBLATT 1981). The characters shared by *Colophospermum* and *Hardwickia* are listed below. Added, are the characters in which both taxa differ.

Characters common to *Colophospermum* and *Hardwickia*

Leaves 2-foliolate with a much reduced, deciduous, united, secondary pair of leaflets in between.
Leaflets with translucent dots.
Flowers without bracteoles.
Flowers actinomorphic, apetalous.
Filaments long, thread-like, anthers large, versatile.
Stigma large, ± peltate.
Ovary with 1 ovule only.
Seeds narrowly winged, furrowed.
Cotyledons corrugated.
Cotyledons epigeous.
Wind pollinated.
Chromosome number n = 17.

Differences between *Colophospermum* and *Hardwickia*

Colophospermum: 4 sepals; 20-25 stamens; seed ± reniform, with resin vesicles.
Hardwickia: (4-)5 sepals; 10(-11) stamens; seed straight, without resin vesicles.

A number of the characters shared by the two monotypic genera are quite unique in the Detarieae or even in the Caesalpinioideae. As such may be mentioned the lack of bracteoles on the flower stipe, the flower and pollen structure that indicates wind pollination, and the chromosome number. The foliaceous appendage on the leaf may be added. This "prolongation" of the leaf beyond the pair of fully developed leaflets is foliaceous, conduplicate and mostly soon deciduous. The morphology is the same in both genera. In the original publication of *Colophospermum*, LÉONARD (1949) did not express his opinion about the morphological nature of this element, but later he named it a terminal foliole (LÉONARD 1957). CUSSET (1970) was certain that it represents a foliole. In this paper the foliar element is indicated as a much reduced, secondary pair of united leaflets, not a single terminal leaflet. This is more in accordance with the paripinnate nature of the leaves. Moreover, the cotyledons in *Colophospermum*, whether they are true cotyledons or paracotyledons (DE VOGEL 1979), look like a pair of united leaflets, when the nervation pattern is considered. As such they appear the same as the reduced pair of leaflets.

Two characters, viz the uniovulate ovary and the corrugated cotyledons, are also found in the following genera: *Gossweilerodendron*, *Kingiodendron*, *Oxystigma* and *Prioria*, in which the latter has more or less flat cotyledons.

KNAAP-VAN MEEUWEN (1970) described the *Hardwickia* leaflets as without pellucid dots. However, *Hardwickia* also has pellucid dots, although they are much less numerous and less distinctive.

The ecology of *Hardwickia binata* (ROY 1996) is rather similar to that of *Colophospermum mopane* (ROSS 1977; MAPAURE 1994) as both taxa are encountered in rather dry savannas, the first in India north of the equator, the second south of the equator in southern Africa (Fig. 2).

POLLEN MORPHOLOGY

(by I.K. FERGUSON).

The pollen morphology of the two monotypic genera *Hardwickia* (*H. binata*) and *Colophospermum* (*C. mopane*) has only been described comparatively recently. FASBENDER (1959) described the pollen of *Hardwickia* as tricolporate. This would appear to be based on an incorrectly identified specimen. VAN ZINDEREN BAKKER & COETZEE (1959) described *Colophospermum* as pantoporate. It was not appreciated that these two taxa had similar pantoporate pollen until GRAHAM et al. (1980) drew attention to the unusual pollen and further described the pollen of the two taxa (GRAHAM & BARKER 1981) but without drawing taxonomic conclusions.

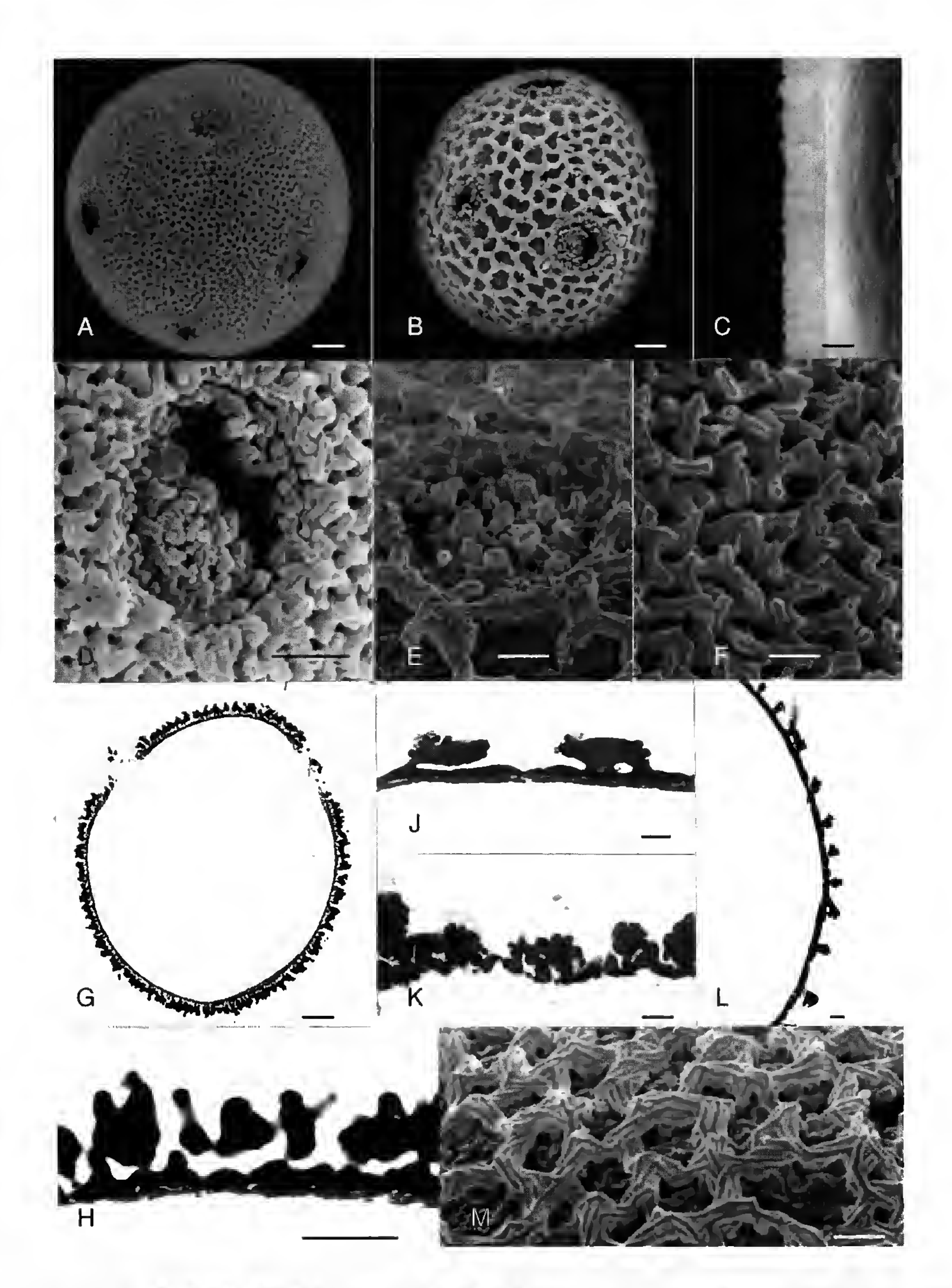


Fig. 3.—A, C, D, F, G, H, ***Hardwickia binata***; B, E, J-M, ***H. mopane***: **A**, pantoporate pollen with microreticulate exine; **B**, pantoporate pollen with reticulate exine; **C**, detail of exine stratification showing thick sexine and thin nexine; **D**, detail of pore with aperture membrane; **E**, detail of pore with aperture membrane; **F**, exine ornamentation showing scabrate muri; **G**, thin section of whole pollen grain showing 2 apertures and thin nexine; **H**, thin section detail of exine stratification with thin endexine, clear foot layer, columellae layer, thick tectum with scabrate surface; **J**, thin section detail of exine stratification with thick columellae; **K**, thin section detail of aperture membrane; **L**, thin section of part of pollen showing thin nexine and widely spaced sexine elements; **M**, exine ornamentation showing striate muri. (A, C, D, G, *Khan 2319*; B, J-L, *Lugard 243*; E, M, *Torre 7326*; F, *Gamble 874*. A-F, L, SEM micrographs; G-K, TEM micrographs. Scale A, B, G = 10 µm; C-F, H-M = 1 µm).

FERGUSON (1987) in a study of the exine stratification emphasized that similarity in the details of the pantoporate apertures and the very thin exine. He suggested, and it was supported further by GUINET & FERGUSON (1989), that the thin walled pantoporate pollen might be associated with wind pollination, citing the suggestion of ROSS (1977) that *Colophospermum* is wind pollinated.

Hitherto no taxonomic evaluation of the two taxa incorporating pollen morphological data has been made.

Materials and methods

Material was obtained from the Herbarium, The Royal Botanic Gardens, Kew (K). The pollen samples were prepared by the methods described by FERGUSON et al. (1994). SEM = Scanning electron microscope, TEM = Transmission electron microscopy.

General pollen description.—Fig. 3.

Pollen spheroidal, 36-50 µm in diameter, pantoporate with 8-12 pores 5-7 µm in diameter, pores with a granular or rugulate membrane. Ornamentation reticulate or microreticulate/rugulate. Exine 1-1.5 µm thick, nexine thin, sexine well developed 1 µm or greater thick. In TEM endexine thin, foot layer distinct, columellae short and tectum well developed ca. 1 µm thick.

Colophospermum (Fig. 3B, E, J-M).

Pores 6-7 µm in diameter with a granular membrane. Ornamentation reticulate, lumina (1.5)2-4(-5) µm on the longest axis, muri distinctly striate. Columellae comparatively sparse and thick.

SPECIMENS EXAMINED.—Botswana: *Lugard 243*; Mozambique: *Torre 7326*.

Hardwickia (Fig. 3A, C-D, F-H).

Pores ca. 5 µm in diameter with a comparatively finer scabrate membrane than *Colophospermum*. Ornamentation microreticulate/rugulate, lumina about or less than 0.5 µm on the longest axis, muri scabrate giving a somewhat overall rugulate appearance to the surface of the exine. Columellae comparatively denser and thinner.

SPECIMENS EXAMINED.—India: *Gamble 874*, *Gamble 15258*, *Khan 2319*.

Discussion

The pantoporate pollen is remarkable, occurring very rarely not only in the Caesalpiniodeae where it occurs in the two species under investigation and in one or two species of *Bauhinia*, but also occurring only in 2 genera of Papilionoideae (GUINET & FERGUSON 1989).

The similarity in the structure of the apertures, the aperture membrane, pollen size, shape and thin exine are especially noteworthy. The exine ornamentation and stratification differs sufficiently to allow the pollen of the two species to be easily distinguished. Nonetheless the reticulate pattern, thin exine and its stratification are basically very similar.

Previous workers have noted the similarities in pollen morphology (GRAHAM et al. 1980; GRAHAM & BARKER 1981; FERGUSON 1987) but drew no taxonomic conclusions. GUINET & FERGUSON (1989) emphasized the unique pantoporate pollen type in the Caesalpinioideae and suggested that the pollen might be a secondary adaptation to wind pollination.

Modification of exine ornamentation as a development of pollination strategy has been suggested by a number of authors as a widespread syndrome in both Papilionoideae and Caesalpinioideae (FERGUSON & SKVARLA 1982; FERGUSON & PEARCE 1986; GUINET & FERGUSON 1989; KLITGAARD & FERGUSON 1992). The occurrence of this unique pantoporate pollen type in two geographically isolated species could be interpreted as a convergent modification to wind pollination. However, it is significant that the occurrence of this unique pantoporate pollen in the two geographically isolated species agrees well with several macromorphological features, some quite unique as well. Therefore these common morphological features could support the view that the similar pollen type found in *Hardwickia* and *Colophospermum* may indeed be indicative of relationship. This relationship may in turn underlie the expression of a secondary modification to wind pollination.

WOOD ANATOMY (by P.E. GASSON & B.J.H. ter WELLE).

Colophospermum mopane is a medium-sized to large tree, usually ca. 10 m tall, but ranging from 4-18 m. It is dominant in large areas of hot, low-lying, mainly alluvial, but also alkaline and poorly-drained soils, and often forms pure stands. The heartwood is dark reddish-brown to almost black, very durable, hard and heavy and difficult to work, but subject to termite attack (CUTLER, pers. comm.). It is commonly used for mine props and railway sleepers, and makes very good firewood (COATES PALGRAVE 1988; PRIOR & CUTLER 1996). There is much literature on the species, including several papers with information on wood properties, summarised by TIMBERLAKE (1995).

Hardwickia binata is a moderate-sized to large tree from drier areas. The heartwood is dark red to dark brown, with darker streaks and often with a purplish cast, and is probably the hardest and heaviest Indian wood, which is difficult to work when seasoned (RAMESH RAO & PURKAYASTHA 1972; PEARSON & BROWN 1932). It is used for mine props, posts and beams, cartwheel naves and spokes, ploughs, railway sleepers, and is a moderately good fuelwood. In 1897 *H. pinnata* was transferred by HARMS to *Kingiodendron* (as *K. pinnatum*), although PEARSON & BROWN (1932) still described the two species under *Hardwickia*, viz. *H. binata* and *H. pinnata*. *Kingiodendron pinnatum* is characterized by the presence of axial gum canals and non-crystalliferous axial parenchyma and GAMBLE (1902) states that the tree (which he calls *H. pinnata*) also yields a valuable balsam like copaiba. These characters are all indications validating the transfer by HARMS (1897) of *H. pinnata* to another genus. A wood anatomical description of *Hardwickia* is provided by JUTTE (1965) who studied some genera of the Cynometreae.

Colophospermum mopane (Fig. 4).

Growth rings distinct, marked by tangential lines of axial parenchyma one to two cells wide.

Vessels diffuse, solitary (8-38%), usually in radial multiples of 2-4, occasionally to at least 12, sometimes in 2 immediately adjacent rows, or in irregular clusters of 2-6, round to oval, 19-47(15-67) per sq. mm, diameter 52-80(12-108) mm. Vessel element length: 161(45-271) mm. Perforations simple. Intervascular pits alternate, vestured, round or oval to polygonal, sometimes elongated, often with coalescent apertures, 2-5 mm. Vessel-ray and vessel-parenchyma pits similar, but half-bordered. Yellow to dark-brown organic deposits common to abundant.

Fibres thick-walled, with simple pits, more frequent on the radial than the tangential walls, lumen up to 5 µm in diameter, walls up to 2-4 µm thick. Very few fibres gelatinous. Length: 600(465-725) µm in Kw7103.

Axial parenchyma scanty paratracheal, incompletely vasicentric, vasicentric-aliform (lozenge-type), some diffuse, and terminal tangential bands one to two cells wide. Crystalliferous chambered parenchyma strands with prismatic crystals abundant, up to 19-24 crystals per strand. These strands very often in contact with the rays. Strands 2-4 cells long.

Rays 7-8(5-10) per mm, 2(-3)-seriate, few uniseriate, the uniseriate rays up to 7-8 cells (= 140-150 mm) high, the multiseriate rays up to 16-27 cells (= 310-440 mm) high, homocellular, composed of procumbent cells. Yellow to brown organic deposits common to abundant.

SPECIMENS EXAMINED.—Zimbabwe: *J. Prior s.n.*; *Rhodesia 12.1954* (Kw 7103); Botswana: *Terry et al. 185* (Kw 72242); Angola: *Dechamps et al. 1194* (Uw 23528); Namibia: *Pettinen s.n.* (ex RHBw 14016); South Africa: *CSIR IND. 78* (ex RHBw 15178).

Hardwickia binata (Fig. 5).

Growth rings distinct, marked by tangential lines of axial parenchyma one to several cells wide.

Vessels diffuse, solitary (22-100%), and in radial multiples of 2-3, occasionally up to 6, round to oval, 6-9(3-13) per sq. mm, diameter 77-108(12-173) mm. Vessel element length: 137(60-217) mm. Perforations simple. Intervascular pits alternate, vestured, round to oval, occasionally with coalescent apertures, 2-5 mm. Reddish-brown deposits common.

Fibres thick-walled, with simple pits, more frequent on the radial than the tangential walls,

lumen up to 7.5 µm in diameter, walls 2.5-7.5 µm thick. Fibres often gelatinous, but not found in Kw7306. Length: 875-994(390-1469) µm (280-1700 µm in PEARSON & BROWN 1932).

Axial parenchyma scanty paratracheal and incompletely vasicentric, ocasionally forming lateral wings (i.e. winged aliform), also diffuse and in terminal tangential lines, in Kw21524 many tangential bands up to 10 cells wide. Crystalliferous chambered parenchyma strands

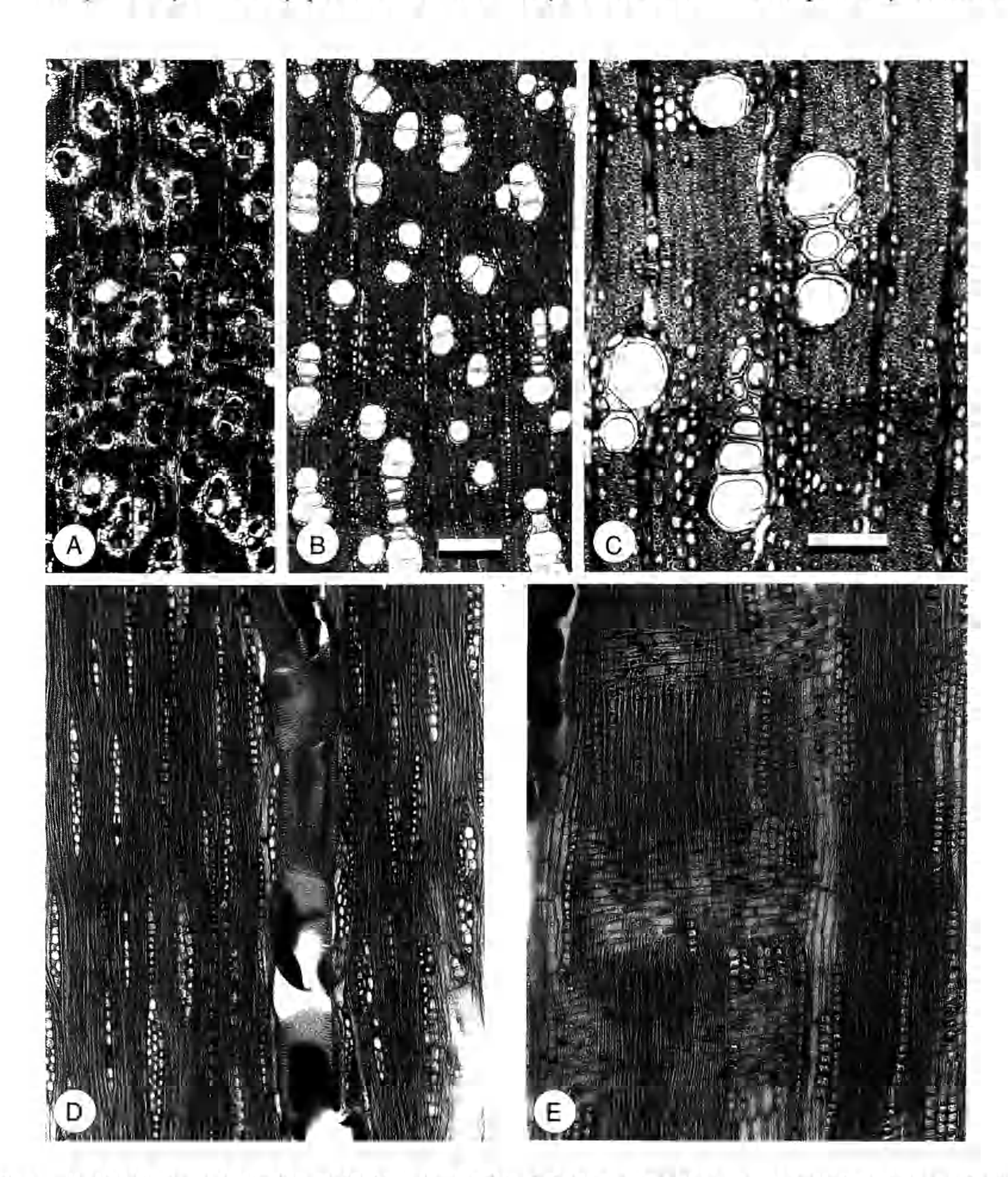


Fig. 4.—***Hardwickia mopane***: (A, D, E, Uw23528; B, C, Kw7103). **A-C**, transverse sections showing vessel distribution and axial parenchyma patterns; **D**, tangential longitudinal section showing ray width and height, chains of prismatic crystals, many immediately adjacent to rays, and vessels with pitting and dark contents; **E**, radial longitudinal section showing procumbent ray cells and chains of prismatic crystals. Scale lines: For A-B (on B) is 200 µm; for Figs C-E (on C) is 100 µm.

with prismatic crystals abundant, up to 15 crystals per strand. These strands usually bordering the rays. Strands 2-4 cells long.

Rays 4-9 per mm, 3-4-seriate, up to 22 cells high (= 420-540 mm), homocellular, composed of procumbent cells. Brown organic deposits common.

NOTE.—Kw7303 has abundant traumatic canals in wide axial parenchyma bands, finer

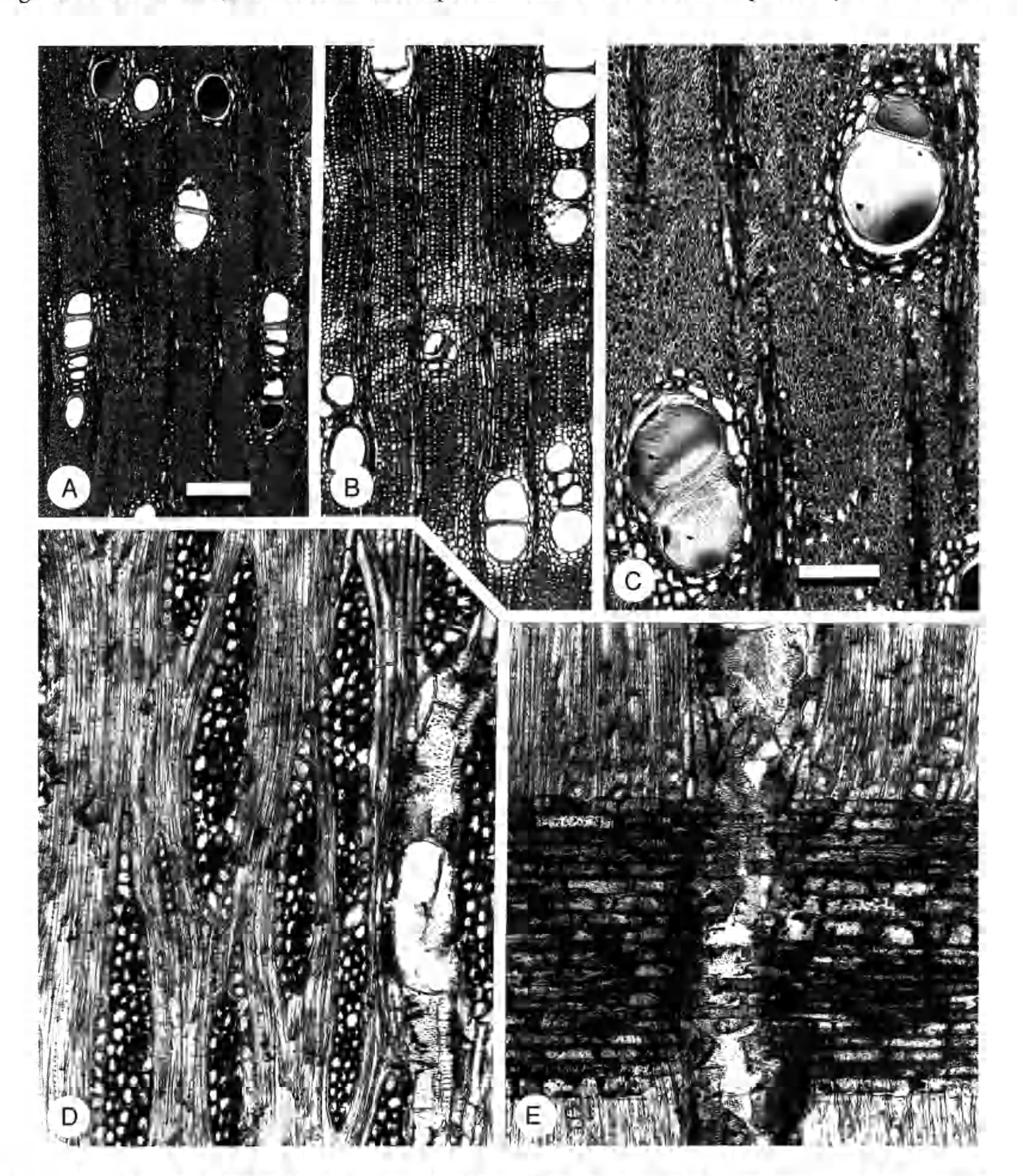


Fig. 5.—***Hardwickia binata***: **A-C**, transverse sections showing vessel distribution and axial parenchyma patterns; **D**, tangential longitudinal section showing ray width and height and chains of prismatic crystals mainly adjacent to rays; **E**, radial longitudinal section showing procumbent ray cells, intervessel and vessel-ray pitting, and chains of prismatic crystals. Scale lines: For Figs A, B (on A) is 200 µm, for Figs C-E (on C) is 100 µm. All Royal Botanic Gardens, Calcutta, 1868.

intervessel pitting, axial parenchyma strands of considerably more than 4 cells, and prismatic crystals in ray cells. This combination of characters strongly indicates that this sample is incorrectly named. PEARSON & BROWN (1932) refer to KANEHIRA (1924) reporting horizontal (i.e. radial) gum canals in the wood.

SPECIMENS EXAMINED.—Calcutta: *Anderson 1868*, cultivated in Royal Botanic Gardens (Kw7306); *Gamble 143*, Madhya Pradesh (Kw 21523); *Gamble 4020* (see *Gamble 1902)*, Coimbatore (Kw 21524); *East India Museum* (Kw 7303), this sample is misidentified (see note above).

The wood anatomy of the two genera is very similar in most respects. Vessels are diffusely arranged, and there tend to be more radial multiples in *Colophospermum*. However, the greater proportion of solitary vessels in *Hardwickia* is partly explained by their larger size, with fewer vessels per mm^2. The intervessel pitting is very similar in both genera. The fibres are thick-walled, with virtually no lumina in both, and gelatinous fibres are variably present. Axial parenchyma patterns are variable within each species, but the overall range from scanty paratracheal to more abundant paratracheal, and diffuse parenchyma are present in both genera. This range of parenchyma distribution is found in many legume genera. Prismatic crystals are abundant in both, and are often found in chambered parenchyma cells directly adjacent to the rays. The rays are slightly wider in *Hardwickia*, but in many taxa, variation in ray width is not unusual. Both have homocellular rays composed of procumbent cells. Organic deposits are common in both, although they are of different colours (yellow-brown in *Colophospermum*, brown to reddish-brown in *Hardwickia*). In the absence of chemical tests, the significance of these differences is not known. The differences in quantitative characters (i.e. vessel diameter and element length, vessel density and fibre length) may all be attributable to differences in cambial age of the samples, since the *Hardwickia* samples were all from mature trunk wood, whereas the *Colophospermum* samples were from narrower stems. This could also explain the more frequent vessel groupings in *Colophospermum*, since such groupings tend to be more frequent in narrower stems and branches.

The wood of the two taxa is very similar anatomically, but there are many examples in the legumes of taxa that look similar but are not particularly closely related. In this case, the lack of a feature (axial canals) is probably very important. In the legumes these are found only in Detarieae and Amherstieae, including, in COWAN & POLHILL's (1981) *Crudia* group of the Detarieae, *Kingiodendron pinnatum* (once included in *Hardwickia*), *Prioria*, *Oxystigma* and *Gossweilerodendron* (see table in GASSON 1994; BARETTA-KUIPERS 1981; ILIC 1991; WHEELER et al. 1986). These genera are all grouped by BRETELER (1996) in the apetaliferous *Hymenaea* complex of the Detarieae. If *Colophospermum* and *Hardwickia* truly belong in this group, then it is likely that they are more closely related to each other than to the genera with axial canals. Although *Colophospermum* lacks canals, the wood is reported by SMITH & SHAH-SMITH (in press) to be resinous, presumably as a result of contents in the lumina of the vessels and parenchyma cells.

After these studies, it is concluded that the two genera have to be united under the name *Hardwickia*.

TAXONOMY (by F.J. BRETELER).

HARDWICKIA Roxb.

Pl. Coromandel 3: 6, t. 209 (1811).—Type: *H. binata* Roxb.

Colophospermum Kirk ex J. Léonard, Bull. Jard. Bot. Brux. 19: 390 (1949).—Type: *C. mopane* (Kirk ex Benth.) Kirk ex J. Léonard.

This genus contains two species which may be distinguished as follows:

Leaflets obscurely pellucid-dotted, with 4-6 palmately arranged nerves; flowers with (4-)5 sepals and with 10 (-11) stamens; fruit straight, strap-shaped, with a proximal wing. India .... *H. binata*
Leaflets very distinctly pellucid-dotted, with 8-11 plamately arranged nerves; flowers with 4 sepals and with 20-25 stamens; fruit curved, reniform, with a very narrow wing at one side. Southern tropical Africa .. *H. mopane*

Hardwickia binata Roxb.

Pl. Coromandel 3: 6, t. 209 (1811).—Type: *t. 209* (Roxburg 1811). For additional references see Knaap-van Meeuwen (1970).

Specimens examined.—India: *Beddome 2550*, Cuddapah Hills (BM); *Herb. Benthamianum s.n.*, N.W. Bengal, ? Tilothue (K); *Bourne 2154*, Clinglepur distr., Kambakan (K); *Bourne s.n.*, Myosore, near Hangal (K); *Buchanan s.n.*, Myosore (BM); *Forest Service s.n.*, Coimbarore (L, WAG); *Gamble 11086*, Madras, Auaukapur, Muchakola (K); *Gamble 15258*, Madras, Kotealeota (K); *Haines 5615*, Bihar, near Daltongang (K); *Herb. Madras 9963*, Mamandur (K); *Hooker & Thomson 299*, Bihar, upper part of Soane (K); *Jacquemont 237* (P); *Lushington (Herb. Gamble) s.n.*, Madras, Somanaparam (K); *Matthew & Paramasivan RHT 24304*, Dharmapuri, Kambalai (K); *Matthew & Panmasivan RHT 24305* (L); *Mooney 239*, Narepa, Telagu (K); *Mooney 2143*, Bastar State, Pilur (K); *Khan in Herb. Mooney 2319*, Bastar State, Bhopalpatnam (K); *Pierre 122*, Coromandel (P); *Roxburgh s.n.* (BM); *Fischer in herb. Sedgwick & Bell 5957*, N. Bombay (K); *Wight 874*, Madras (K, P, WAG).—Cultivate: *Andersen 28*, Botanical Garden Calcutta (P); *Japin 2780*, Hyderabad, Miami forest (K); *Pierre s.n.*, Botanical Garden Calcutta (P); *Wood s.n.* (K).

Hardwickia mopane (Kirk ex Benth.) Breteler, **comb. nov.**

Copaifera ? (*Colophospermum*) *mopane* Kirk ex Benth., Trans. Linn. Soc. London 25: 317, t. 43A (1865).—*Colophospermum mopane* (Kirk ex Benth.) Kirk ex J. Léonard, Bull. Jard. Bot. Brux. 19: 390 (1949).—Type: *Kirk s.n.*, Mozambique, Lupata (holo-, K!). For additional references see Léonard (1949).

Specimens examined.—Angola: *Bamps et al. 4086*, Km 54 Roçadas-Pereira d'Eca (WAG); *Barbosa 9778*, Moçamedes, Caraculo (K); *Brito et al. 7843 A*, Huila, Roçadas, Cumato (WAG); *Couto 191*, Cunene, Roçadas, Chicusse Chama (K); *Couto 370*, Km 92 Sa da Bandeira-Moçamedes (K); *Dechamps et al. 1193, 1194*, Moçamedes, near Capangombe (K, WAG); *Exell & Mendonça 2339*, Moçamedes, Birei (BM); *Exell & Mendonça 2880*, Huila, between Donguna and Ruacana (BM); *Gossweiler 11.000*, Moçamedes, Mubi-Bero (K); *Grandvaux Barbosa & Correia 9111*, Moçamedes, Caraculo (BM); *Humbert 16492*, between Moçamedes and Villa Arriaga (BM, P); *Mendes 1133*, Huila, Quihita (BM); *Mendes 1722*, Huila, Cahama (BM); *Menezes & Henriques 4*, Huila, Cureca (K); *de Menezes 1036*, Huila, Gambos (BM, K, P); *de Menezes 1403*, Huila, Mupa (BM, K, P); *de Menezes 3661*, Huila, Gambos (BM, K, P); *Pearson 2562*, between Gambos and Cahama (K); *Powell-Coltan 1529*, Huila, Cuamato (BM); *Santos 153*, Moçamedes Dois Irmãos (BM); *C.F. & J.D. Ward 45*, Moçamedes, Tona Nat. Park (K); *Welwitsch 605*, near Bumbo (BM, K, P).—Botswana: *Allen 249, 255*, Orapa (K); *de Beer 85*, Serowe (K); *Drummond 5272*, Madisiara (K); *Erens 200*, Martins Drift Trading Station (K); *Erens 308*, Maun Camp, Thamalakane R. (K); *Iwley 1081*, Moremi (K); *Leach & Noel 257*, Radisele (K); *Lugard 243*, Ngamiland (K); *Lugard 296*, near Tklakane Pits (K); *Miller B 113*, Kazangulu (BM); *Paterson 30*, Makarikari-pan (K); *Pole Evans 3219*, Seruli (BM, K); *Smith 1226*, Thamalakane R. (K); *Yalala 145*, Palapye (K).—Malawi: *Burtt 5999*, Shire Valley (BM, P).—Mozambique: *Correia & Marques 915*, Gaza, Canicado (WAG); *Gomes e Sousa 4771*, Chioca (K); *Grandvaux Barbosa & Carvalho 3161, 3166*, Salima (K); *Grandvaux Barbosa & Carvalho 3263*, 40.5 km Tete-Chioca Rd. (K); *Grandvaux Barbosa & Carvalho 3279*, 76 km Tete-Chioca Rd. (K); *Grandvaux Barbosa & Carvalho 3408*, 38 km Chiuca-Chetima Rd. (K); *Grandvaux Barbosa & Carvalho 3448*, Massamba (K); *Grandvaux Barbosa & Carvalho 3595*, 59 km Furancungo-Regulo Bene Rd. (K); *Grandvaux Barbosa & Lemos 8191*, Massingir (K); *Grandvaux Barbosa & Lemos 8625*, 14 km Mabalane-Mapai (K); *Kirk s.n.*, Lupata (K, type); *Livingstone s.n.* (K); *Mendonça 4038*, Vila Machado (BM, K); *Pedrogão 227, 239*, Mucatine (K); *Pedrogão 287*, Chicholo (K); *Torre 7326*, Magude (BM).—Namibia: *Baum 978*, Nakapi (BM, K); *Coppejans 6534*, Outjo (WAG); *de Winter 3066* (K); *de Winter 5293*, near Ohopaho (K); *de Winter 9198*, Katima (K); *Germishuizen 2569*, 80 km Outjo-Khorixas (WAG); *Giess 7766*, Farm Grootberg (K, WAG); *Immelman 490*, Farm Mosella, Ugab R. (WAG); *Lubenberg 4905*, Okjiwarango (K); *Merxmuller 1422*, Outjo (K); *Moss et al. 2126*, Marienfluss (WAG); *Pegel 90*, Brandberg (K); *Rautanen 432*, Hereroland, Okaukuejo (BM, K); *Rautanen 524*, Ondonga (K); *Rodin 2623, 8963*, Oshikango (K); *Rodin 9041*, NW of Engela (K); *Schinz s.n.*, Ovamboland (K); *Walter 1033*, Outjo (BM).—South Africa: *Andrews 1275*, Venda, Nwandedi Park (K); *Breyer 18391*, Mokutsi (K); *Cocks 4827*, Zoutpansberg (K); *Codd 4827*, (K); *Codd & de Winter 5570*, Letaba (K); *de Winter 8673*, S of Messina(K); *Eicker et al. 193*, Greefswald (K); *Hutchinson 2303*, Dongolo (K); *I.B.P.E. 1464*, Sandy Spruit (K); *I.B.P.E. 1918, 1960*, Messina (K); *Lambinon & Reekmans 82/104*, Kruger Park (WAG); *Rogers 22549*, Messina (K); *Schlieben 9256*, Zoutpansberg (K); *Schlieben & Hartmann 12307*, between Mopane and Vivo (K, WAG); *Small 467*, 60 km N of Louis Trichardt (K); *van der Schijff 3546*, Kruger Park, Letaba (K); *van Vuuren 1625*, 37 km N of Louis Trichardt (WAG); *Verdoorn 2082*, Limpopo R. (K).—Zambia: *Angus 2237*, S of Kafue, Kafue R. (K); *Bingham 7687*, Nyamaluma (WAG); *Bush 60*, W

Lupande R. (K); *Fanshawe 735*, Ndola (K); *Gairdner 557*, Kazungula (K); *Grant 4509*, near Livingstone (WAG); *Greenway & Trapnell 5604*, Hupane (Chinsenga) (K); *Robson 956*, Changwe (BM); *Rodin 4501*, Victoria Falls (K); *Shantz 412*, (K); *Shantz 439*, Kafue (K); *Swynnerton 1250*, Muchukwana (BM, K); *Symoens 11451*, 10 km S of Livingstone (K); *Trapnell 1823*, Luangwa (K); *van Rensburg KBS 1798*, Kafue R. (K); *van Rensburg KBS 2134*, Fort Jameson (K); *Yilger 604*, Kalambola (K).—ZIMBABWE: *Biegel 791*, Gwelo (K); *Burtt-Davy 18121*, Bosoli Siding (BM); *Chase 1482*, Hot Springs (BM); *Chase 2507*, Ndanga (BM, K); *Cosby 1071*, Chipinga (K); *Drummond 6020*, Beitbridge (K); *Exell et al. 444* (BM); *Gibbs 204*, S of Matopo Hills (BM); *Malaisse 12177*, Beitbridge-Victoria Rd. (WAG); *Mason s.n.*, Victoria Falls (K); *Myres 853*, Odzi R. (K); *Norrgrann s.n.*, Dombodema (WAG); *Obermeyer 2371*, Birchenough Bridge (K); *Phipps 2414*, Mkumburu R. (K); *Plowers 1536*, Nyamandhlovu (K); *Rushworth 1459*, Wankie (K); *Shantz 414*, Tjolotjo (K); *Soane 232*, Sabi Valley (K); *Stace 1482* (K); *Wild 2372* (K).—Cultivate: *Fanshawe 9070 & 9389*, from forest nursery (K).

Acknowledgements

I.K. FERGUSON is grateful to Miss Hannah BANKS for technical help with the preparation of some of the samples and for making up the plate of pollen morphology.

P. GASSON and Ben J.H. ter WELLE would like to thank H. ELSENDOORN for some of the photographs of *Colophospermum mopane*. Polly WEBLEY prepared some excellent sections of *Hardwickia binata*, despite this being a very difficult task. Paul SMITH provided some references on *Colophospermum*, and he, Brian SCHRIRE and David CUTLER kindly suggested some improvements to the manuscript.

REFERENCES

BARETTA-KUIPERS T. 1981.—Wood anatomy of Leguminosae: its relevance to taxonomy: 677-705, in POLHILL R.M. & RAVEN P.H. (eds.), *Advances in Legume Systematics* 2. Royal Botanic Gardens, Kew.

BENTHAM G. 1865a.—Description of some New Genera and Species of Tropical Leguminosae. *Trans. Linn. Soc. London* 25: 316-317.

BENTHAM G. 1865b.—Cynometreae (Leguminosae): 584-587, in BENTH. & HOOK, *Gen. Plant.* I.2.

BRETELER F.J. 1996 (ined.).—*Preliminary classification of the genera of the Detaricae (60 genera).*

COATES PALGRAVE K. 1988.—*Trees of Southern Africa.* Struik Publishers, Cape Town.

COWAN R.S. & POLHILL R.M. 1981.—Tribe 4. Detarieae DC.: 117-134, in POLHILL R.M. & RAVEN P.H. (eds.), *Advances in Legume Systematics* 1. Royal Botanic Gardens, Kew.

CUSSET G. 1970.—Remarques sur des feuilles de dicotylédones. *Boissiera* 16, Genève.

DE VOGEL E.F. 1979.—*Seedlings of Dicotyledons.* Pudoc, Wageningen.

ELMER A.D.E. 1907.—Some new Leguminosae. *Leaflets Philipp. Bot.* 1: 223.

ELMER A.D.E. 1908.—Errata. *Leaflets Philipp. Bot.* 1: 362.

FASBENDER M.V. 1959.—Pollen grain morphology and its taxonomic significance in the Amherstieae, Cynometreae and Sclerolobieae (Caesalpiniaceae) with special reference to American genera. *Lloydia* 22: 107-162.

FERGUSON I.K. 1987.—A preliminary survey of the pollen exine stratification in the Caesalpinioideae: 355-385, in C.H. STIRTON, *Advances in Legume Systematics*, 3. Royal Botanic Gardens, Kew.

FERGUSON I.K. & PEARCE K.J. 1986.—Observations on the pollen morphology of the genus *Bauhinia* (Leguminosae: Caesalpinioideae) in the Neotropics: 283-296, in BLACKMORE S. & FERGUSON I.K. (eds.), *Pollen and Spores: Form and Function.* Academic Press, London.

FERGUSON I.K., SCHRIRE B.D. & SHEPPERSON R. 1994.—Pollen morphology of the tribe Sophoreae and relationships between subfamilies Caesalpinioideae and Papilionoideae: 53-96, in FERGUSON I.K. & TUCKER S.C. (eds.), *Advances in Legume Systematics* 6, *Structural Botany.* Royal Botanic Gardens, Kew.

FERGUSON I.K. & SKVARLA J.J. 1982.—Pollen morphology in relation to pollinators in Papilionoideae (Leguminosae). *Bot. J. Linn. Soc.* 84: 182-193.

GAMBLE J.S. 1902 (Reprinted 1972).—*A manual of Indian Timbers.* Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehra Dun.

GASSON P. 1994.—Wood anatomy of the tribe Sophoreae and related Caesalpinioideae and Papilionoideae: 165-203, in FERGUSON I.K. & TUCKER S. (eds.), *Advances in Legume Systematics 6. Structural Botany.* Royal Botanic Gardens, Kew.

GOLDBLATT P. 1981.—Cytology and the Phylogeny of Leguminosae: 427-463, in POLHILL R.M. & RAVEN P.H. (eds.), *Advances in Legume Systematics* 2. Royal Botanic Gardens, Kew.

GRAHAM A., BARKER G. & FREITAS DA SILVA M. 1980.—Unique pollen types in the Caesalpinioideae (Leguminosae). *Grana* 19: 79-84.

GRAHAM A. & BARKER G. 1981.—Palynology and tribal classification in the Caesalpinioideae: 801-834, in POLHILL R.M. & RAVEN P.H. (eds.), *Advances in Legume Systematics*, 2. Royal Botanic Gardens, Kew.

GUINET Ph. & FERGUSON I.K. 1989.—Structure, evolution and biology of pollen in Leguminosae: 77-103, in STIRTON C.H. & ZARUCCHI J.L. (eds.), *Advances in Legume Biology Monogr. Syst. Bot.*

Missouri Bot. Garden 29. St. Louis, Missouri.
HARMS H. 1897.—Leguminosae: 190-204, in ENGLER & PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Nachtr. 1, Leipzig.
ILIC J. 1991.—*CSIRO atlas of hardwoods.* Springer-Verlag, Berlin, etc.
JUTTE S.M. 1965.—*Cynometreae van de Oude Wereld met uitzondering van Afrika—de houtstructuur.* Internal Report of the Hout Instituut TNO Delft No. H-65-XXI; Opdracht 3211/004.
KANEHIRA R. 1924.—Anat. Notes. Ind. Woods. Govern. Res. Inst. Taihoku, Formosa. *Dept. For. Bull.* 4.
KLITGAARD B.B. & FERGUSON I.K. 1992.—Pollen morphology of *Browneopsis* (Leguminosae: Caesalpinioideae), and its evolutionary significance. *Grana* 31: 285-290.
KNAAP-VAN MEEUWEN M.S. 1970.—A revision of four genera of the tribe Leguminosae-Caesalpinioideae-Cynometreae in Indomalesia and the Pacific. *Blumea* 18: 1-52.
LÉONARD J. 1949.—Notulae Systematicae. *Bull. Jard. Bot. Brux.* 19: 388-391.
LÉONARD J. 1957.—Genera des Cynometreae et des Amherstieae africaines (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Mem. Acad. Roy. Belg. Sciences* 30: 159-162.
MAPAURE J. 1994.—The distribution of *Colophospermum mopane* (Leguminosae-Caesalpinioideae) in Africa. *Kirkia* 15: 1-5.
PEARSON R.S. & BROWN H.P. 1932.—*Commercial timbers of India. Their distribution, supplies, anatomical structure, physical and mechanical properties and uses.* Central Publ. Branch, Govt. of India, 2 vols, Calcutta.
PRIOR J.A.B. & CUTLER D.F. 1996.—Radial increments in four tropical, drought tolerant firewood species. *Commonwealth Forestry Review* 75: 227-233.
RAMESH RAO K. & PURKAYASTHA S.K. 1972.—*Indian Woods: Their identification, properties and uses.* Vol. III. Forest Research Institute, Dehra Dun.
ROSS J.H. 1977.—Caesalpinioideae: 16-19, *Flora of Southern Africa* 16. Botanical Research Institute, Pretoria.
ROXBURGH W. 1811.—*Plants of the Coast of Coromandel* 3. BULMER W. & Co., London.
ROY M.M. 1996.—*Hardwickia binata* for silvopastoral systems in India. *Agroforestry Today* 8: 12-13.
SMITH P.P. & SHAH-SMITH D.A. (in press).—An investigation into the correlation between physical damage and fungal infection/termite activity in *Colophospermum mopane. African Journal of Ecology.*
TAUBERT P. 1894.—Leguminosae: 128-133, in ENGLER & PRANTL, *Nat. Pflanzenf.* III.3. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
TIMBERLAKE J.R. 1995.—*Colophospermum mopane*: Annotated Bibliography and Review. *The Zimbabwe Bulletin of Forestry Research* 11. Forestry Commission, Harare, Zimbabwe.
VAN ZINDEREN BAKKER E.K. & COETZEE J.A. 1959.—*South African Pollen Grains and Spores,* Part 3: 164-200. Balkema, Amsterdam/Cape Town.
WHEELER E.A., PEARSON R.G., LA PASHA C.A., ZACK T. & HATLEY W. 1986.—Computer-aided wood identification. Reference manual. *Bull. N. Carolina Agric. Res. Serv.* 474.

Manuscript received 29 July 1997;
revised version accepted 9 September 1997.

Variations des caractères foliaires chez *Chenopodium* subg. *Ambrosia* sect. *Adenois* (Chenopodiaceae) en Amérique du Sud : valeur taxonomique et évolutive

Lidia E. SIMÓN
Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle,
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

RÉSUMÉ
La valeur adaptative des caractères foliaires (pilosité, type stomatique, morphologie des cellules de garde et des cellules banales de l'épiderme, surfaces glandulaires mucilagènes, cire épicuticulaire, structure, ornementations et épaisseur cuticulaires, et mésophylle) des espèces sud-américaines de *Chenopodium* subg. *Ambrosia* est discutée. Ils ont été analysés d'un point de vue taxonomique et évolutif dans la sect. *Adenois.* Des données sur la distribution et l'habitat des espèces sont présentées. Les stomates se sont révélés être un caractère important du point de vue taxonomique et évolutif. La morphologie des cellules de garde a été étudiée pour la première fois chez les Chenopodiaceae ; une terminologie en langue française pour leur description est proposée. Les aires pectinées des parois externes des cellules de garde n'avaient pas été observées auparavant dans aucune autre famille de Phanérogames. Des stomates obturés sont signalés pour la première fois chez les Chenopodiaceae. Un schéma évolutif pour la sect. *Adenois* est proposé.

MOTS CLÉS
Chenopodium subg. *Ambrosia*, Chenopodiaceae, Amérique du Sud, anatomie foliaire, écologie, évolution.

ABSTRACT
The adaptative value of leaf features (indument, stomatal type, morphology of guard cells and epidermal cells, glandular mucilagene surfaces, epicuticular wax, structure, ornamentation and thickness of the cuticle, and mesophyll) of South American species of *Chenopodium* subg. *Ambrosia* is discussed. Their taxonomic and evolutionary significance in sect. *Adenois* are analysed. Data on the distribution and habitat of the species are given. Stomata are shown to be important characters of taxonomic and evolutionary value. This is the first time that the morphology of guard cells has been studied in the Chenopodiaceae, and a terminology for their description is proposed in the French language. The pectinized areas of the outer walls of the guard cells have not been previously reported in any family of seed plants. Obtured stomata are reported for the first time in the Chenopodiaceae. A diagram of evolutionary relationships in sect. *Adenois* is proposed.

KEY WORDS
Chenopodium subg. *Ambrosia*, Chenopodiaceae, South America, leaf anatomy, ecology, evolution.

INTRODUCTION

Chenopodium L. subg. *Ambrosia* A.J. Scott comprend 31 espèces distribuées dans le monde tempéré, tempéré-froid et tempéré-chaud, groupées en 5 sections : *Adenois* (Moq.) L.E. Simón, *Orthosporum* R. Br., *Botryoides* C.A. Mey., *Meiomeria* (Standl.) A.J. Scott et *Margaritaria* Brenan (SIMÓN 1996).

La sect. *Orthosporum*, d'origine australienne, comprend 7 espèces, dont 4 endémiques d'Australie, une de Nouvelle Zélande (WILSON 1983) et 2 présentes dans ces pays et de plus naturalisées en Afrique, Europe et Amérique. La sect. *Meiomeria*, avec une seule espèce (*Chenopodium stellatum* S. Watson), est endémique des montagnes du Nord du Mexique (Cohahuila). La sect. *Margaritaria* montre une distribution transatlantique, avec une espèce en Afrique et une autre au Brésil (SIMÓN 1996). La sect. *Botryoides* possède une aire très vaste et discontinue. Ses espèces vivent en Afrique, en Asie centrale, dans la région méditerranéenne, en Amérique du Nord (S des États-Unis et Mexique) et en Amérique du Sud (Andes du Pérou, Bolivie et NW de l'Argentine). La sect. *Adenois*, avec les sous-sections *Adenois* et *Roubieva* (Moq.) L.E. Simón, est entièrement américaine ; sur 11 espèces, 9 vivent en Amérique du Sud, une en Amérique du Nord et une à la fois en Amérique du Sud et du Nord. *Chenopodium ambrosioides* L. et *C. multifidum* L., espèces médicinales originaires d'Amérique du Sud, ont été largement répandues par l'homme dans le monde tropical.

Dans un article précédent (SIMÓN 1995), j'ai présenté un schéma évolutif de *Chenopodium* subg. *Ambrosia*. À cet effet, plusieurs caractères morphologiques (port, feuille, inflorescence, fleur, fruit) et phytodermologiques (pilosité, densité stomatique, cellules épidermiques en coupe transversale), ont été analysés. J'ai aussi esquissé un historique du groupe en me basant sur la distribution géographique des caractères les plus primitifs et sur la répartition géographique actuelle des espèces. Le groupe ancestral d'origine gondwanienne, à la suite des dérives continentales, se serait scindé avec la séparation des différents blocs du Gondwana, en deux sous-ensembles qui seraient à l'origine de deux lignées évolutives :

— la lignée *Botryoides*, dont le groupe primitif aurait évolué en Afrique pour irradier ensuite vers l'Europe, l'Amérique, l'Asie et l'Australie. Les groupes dérivés A, B et C en résultent, représentés par les sect. *Meiomeria*, *Orthosporum* et *Margaritaria* respectivement ;

— la lignée *Ambrosia* (sect. *Adenois*) aurait évolué dans le S de l'Amérique du Sud. Le groupe primitif est représenté par la subsect. *Adenois* et le groupe dérivé par la subsect. *Roubieva*.

Dans la mesure où les caractères foliaires se sont révélés importants, je me propose d'approfondir leur étude et de les analyser d'un point de vue taxonomique et évolutif dans la sect. *Adenois*. Cette section est bien représentée en Amérique du Sud, où j'ai eu l'opportunité d'en examiner des représentants sur le terrain. J'y ai réalisé des observations mésologiques, des prélèvements et les fixations nécessaires pour les études anatomiques. Des prélèvements ont aussi été effectués sur d'autres espèces que j'ai rencontrées en Amérique du Sud (*C. pumilio* R. Br. et *C. carinatum* R. Br., sect. *Orthosporum* ; *C. mandonii* (S. Watson) Aellen, sect. *Botryoides*) et furent utilisés comme éléments de comparaison.

En Amérique australe, les espèces du subg. *Ambrosia* vivent entre les 13 et les 45° de latitude S. La sect. *Adenois* montre deux centres de spéciation : l'un à l'Ouest, situé dans la Cordillère des Andes (NW de l'Argentine, W du Pérou, Bolivie, Chili) , l'autre à l'Est, dans la région qui comprend le NE argentin, le SE brésilien et l'Uruguay.

Dans leur vaste aire de distribution, ces espèces occupent des milieux semi-arides et des sols à degré de salinité variable, trouvant dans les sols dégradés des conditions de vie qui leur sont nécessaires et suffisantes. Dans ces lieux, avec des conditions édaphiques et microclimatiques différentes, les paramètres écologiques communs sont le déficit d'eau, la radiation solaire élevée, des changements brusques de température, de grands écarts thermiques entre la nuit et le jour, des sols pauvres et peu développés et l'action du vent, qui dessèche la surface du sol et accélère la transpiration des végétaux. Ces espèces ont toutes développé des caractères xéromorphes leur per-

mettant de résister à la sécheresse, qu'elle soit physique, causée par la pénurie d'eau, ou physiologique, entraînée par diverses causes qui rendent difficile l'absorption de l'eau (froid, salinité). C'est dans les feuilles, en tant qu'organe principal de régulation des pertes d'eau par transpiration que la plupart de ces caractères se manifestent. L'analyse de la morphologie foliaire, en particulier des épidermes, a donc été nécessaire pour mieux connaître les stratégies de survie qui sont à la base de la diversité du groupe.

Les stomates se sont révélés être un caractère important aussi bien du point de vue taxonomique qu'évolutif. La morphologie des cellules de garde a été étudiée pour la première fois chez les Chenopodiaceae. Les aires pectinées des cellules de garde décrites ici n'ont jamais été signalées, à ma connaissance, pour aucune autre famille de Phanérogames.

Après la présentation de la méthodologie, je ferai une description succincte des types de distribution et d'habitats des espèces étudiées. J'aborderai ensuite l'analyse des caractères foliaires, suivie d'une discussion sur leur valeur adaptative, taxonomique et évolutive. Je conclurai avec un essai de schéma évolutif de *Chenopodium* sect. *Adenois* basé sur la morphologie foliaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MATÉRIEL VÉGÉTAL

Des feuilles entières, jeunes et à maturité, ont été prélevées sur des plantes vivantes récoltées au cours des voyages que j'ai effectués en Argentine et sur des échantillons d'herbier.

C. ambrosioides L. — ARGENTINA : *Arenas et al. 914*, Jujuy, Santa Catalina, fév. 1979 (CTES) ; *Novara 4821*, Salta, La Viña, déc. 1985 (MCNS) ; *Arenas 597*, Formosa, Pilagá, Misión Taacaglé, nov. 1978 (CTES) ; *Simón 6*, Buenos Aires, La Plata, fév. 1983 (LP). — BRASIL : *Krapovickas et al. 37116*, Amazonas, Manaus, jan. 1981 (CTES). — BOLIVIA : *Herzog 1470*, Río Piraí, 450 m, jan. 1911 (G-PAE) ; *Ugent & Cárdenas 4983*, Chuquisaca, Yamparáez, 2800 m (G-PAE). — CHILE : *Van Soest 46672*, Río Lapacho, mai 1967 (G-PAE). — PERU : *Iris & Ugent 1520*, Arequipa, jan. 1963 (G-PAE). — URUGUAY : *Herter 83213*, Montevideo, 1928 (G-PAE).

C. andicola (Phil.) Reiche. — BOLIVIA : *Solomon 7169*, Murillo, La Paz, 3300-3700 m, mars 1982 (MO, CTES) ; *Ceballos et al. 219*, Oruro, Poopo, 3800 m, fév. 1979 (G). — CHILE : *Dusén s.n.*, Patagonia occidentalis, Insulae Guaitecas, 1897 (G-PAE) ; Valdivia, Buchtien (G-PAE) ; *Looser s.n.*, Santiago, El Volcán, 1500 m, nov. 1925 (G-PAE). — PERU : *Macbride & Featherstone 2518*, Recuay, 9000 ft, oct. 1922 (US) ; *Weberbauer s.n.*, Puno, Azangaro, 4000 m, 1902 (G-PAE).

C. burkartii (Aellen) Vorosch. — ARGENTINA : *Venturi 68*, Tucumán, Monteros, Río Seco (SI) ; *Schinini 16158*, Chaco, San Fernando, Isla Soto, nov. 1978 (CTES) ; *Hunziker 8393*, Córdoba, San Vicente, mai 1950 (G-PAE) ; *Schinini et al. 17115*, Corrientes, San Martín, Cerro Nazareno, fév. 1979 (CTES) ; *Schinini & Vanni 45*, Lavalle, mars 1993 (CTES) ; *Cabrera 4043*, Santa Fé, Laguna Setúbal, juil. 1927 (LP) ; *Baez 461*, entre Ríos, Barrancas Diamante, oct. 1918 (G-PAE). — BRASIL : *Irgang et al. 27416*, Porto Alegte, avr. 1975 (CTES). — URUGUAY : *Herter 80512*, Canelones, La Floresta, avr. 1926 (G-PAE) ; *Simón 5*, Salto, déc. 1982 (LP).

C. chilense Schrad. — ARGENTINA : *Simón 23*, Río Negro, San Carlos de Bariloche, Lago Nahuel Huapi, jan. 1986 (LP) ; *Rúgolo et al. 257*, Neuquén, Catanhil, Río Aluminé, camino de Rahué-Pilolil, jan. 1965 (CTES) ; *Simón 25*, Chubut, Futaleufú, jan. 1986 (LP). — BOLIVIA : *Asplund 3751*, La Paz, Omasuyos, Isla del Sol, Challa, 1921 (G-PAE). — CHILE : *Caravena 3796*, Valparaíso, Estero de Chaparro, déc. 1927 (G-PAE) ; *Zollner 1257*, Antofagasta, Taconao, salar San Pedro de Atacama, 2600 m, fév. 1967 (G-PAE) ; *J. Ball s.n.*, Santiago, Cerro San Cristóbal, 1882 (G-PAE) ; *Buchtien s.n.*, Valdivia, 1902 (G-PAE).

C. dunosum L.E. Simón. — ARGENTINA : *Cabrera 3977*, entre Ríos, Gualeguaychú, déc. 1936 (LP) ; *Simón 3*, Concordia, déc. 1982 (LP). — BRASIL : *Sellow 1773*, Cerro dos Inforeados (G-PAE). — URUGUAY : *Sellow s.n.*, In maritimis Cisplatinae (P).

C. oblanceolatum Speg. — ARGENTINA : *Spegazzini s.n.*, Río Negro (LP) ; *Castellanos s.n.*, San Antonio Oeste, Camino a las Grutas, nov. 1928 (G-PAE) ; *Fisher 2407*, idem, jan. 1950 (SI) ; *Soriano 1261*, General Roca, jan. 1945 (SI) ; *Simón 18*, Neuquén, Lago Paimún, jan. 1986 (LP) ; *Simón 20*, Lago Lakar, jan. 1986 (LP) ; *Tonnelier 910*, Chubut, Trelew, mars 1899 (LP) ; *Ameghino s.n.*, Rio Chico (LP) ; *Nicora 3876*, Futaleufú (SI) ; *Simón 27*, idem, jan. 1986 (LP).

C. retusum (Juss.) Juss. ex Moq. — ARGENTINA : *Tur et al. 1764*, Buenos Aires, San Fernando, Isla Martín García, nov. 1983 (LP) ; Avellaneda, Isla Maciel, Hicken (SI). — BRASIL : *Cavanta 113*, Río de Janeiro, oct. 1959 (G-PAE) ; *Schenck 1060*, Santa Catarina, 1886 (G-PAE) ; *Krapovickas et al. 37705*, Rio Grande do Sul, Torres, jan. 1982 (CTES). — URUGUAY : *Cabrera et al. 9558*, Colonia, Riachuelo, nov. 1950 (LP) ; *Laugeron s.n.*, Montevideo, Carrasco, fév. 1927 (P) ; *Herter 85721*, San José, Barra Santa Lucía, avr.

1930 (G-PAE) ; *S. Cabrera 71*, San Juan, avr. 1965 (LP) ; *Burkart 21542*, Rocha, Parque Santa Teresa, fév. 1960 (SI).

C. sooanum Aellen. — ARGENTINA : *Cabrera 9478*, Jujuy, Yavi, Cangrejillos, jan. 1948 (LP) ; *Cabrera 9034*, Salta, Quebrada de Tastil, 3400 m, fév. 1946 (LP) ; *Parodi 10901*, Tucumán, Tafí, 2600 m, jan. 1933 (G-PAE) ; *Beddfreund 108*, Catamarca, Andalgalá, fév. 1880 (LP) ; *Hunziker 5245*, La Rioja, Sierra Velazco, cerca de la mina El Cantadero, 2300 m, mars 1944 (SI) ; *Fabris et al. 6775*, Córdoba, Cuesta del Cerro Champaquí, jan. 1967 (LP) ; *Simón 9*, Mina Clavero, Altas Cumbres, fév. 1985 (LP) ; *Hunziker 11772*, San Luis, Comechingones (CORD) ; *Volponi & Zardini 119*, San Juan, Calingasta, Castaño Viejo, jan. 1971 (LP) ; *Fabris et al. 2417*, Iglesias, Rodeo, fév. 1960 (LP, CTES) ; *Kiesling et al.*, idem, fév. 1986 (CTES, SI) ; *Boelcke 10152*, Mendoza, Tunuyán, jan. 1963 (SI) ; *Proyecto Ventania 596*, Buenos Aires, Tornquist, 1983 (LP) ; *Burkart 30*, La Pampa, cerros de Lihuel Calel, nov. 1949 (SI). — BOLIVIA : *Ugent 4746*, Cochabamba, Ayopaya, Puente San Miguel, 3800 m, avr. 1963 (G-PAE).

C. venturii (Aellen) Aellen ex Vorosch. — ARGENTINA : *Fabris 4221*, Jujuy, Capital, entre León y Nevado de Chañi, Mesada, 2000 m, mars 1963 (LP) ; *Cabrera et al. 21445*, Humahuaca, Mina Aguilar, fév. 1971 (LP) ; *Novara 6462*, Salta, Santa Rosa de Tastil, mars 1986 (MCNS) ; *Descole 1446*, Tucumán, Tafí, 3200 m (LIL) ; *Castellano s.n.*, La Rioja, Famatina, jan. 1928 (G-PAE) ; *Arenas 310*, Catamarca, Antofagasta de la Sierra, fév. 1978 (CTES).

C. multifidum L. — ARGENTINA : *Cabrera 12065*, Jujuy, Huacalera (LP) ; *Novara 4741*, Salta, La Viña (MCNS) ; *Schulz 215*, Chaco, Colonia Benítez, nov. 1930 (CTES) ; *Schulz 18087*, Santiago del Estero, La Paloma, avr. 1972 (CTES) , *Lewis 1545*, Santa Fé, General López, mars 1983 (CTES) ; *Bacigalupo 206*, La Pampa, entre General Acha y Gamay, déc. 1959 (P) ; *Araque 929*, Mendoza, Villavicencio, déc. 1949 (P) ; *Simón 14*, Neuquén, Zapala, jan. 1986 (LP) ; *Simón 29*, Chubut, Trevelin, jan. 1986 (LP). — CHILE : *Elliot 76*, Valdivia, 1903 (G-PAE). — URUGUAY : *Solís et al. 116*, Flores, arroyo Arias, avr. 1994 (CTES).

C. haumanii Ulbr. — ARGENTINA : *Schinini et al. 17604*, Corrientes, Monte Caseros, Arroyo Curupí, fév. 1979 (CTES) ; *Fernández 744*, Mercedes, oct. 1980 (CTES) ; *Burkart 844*, entre Ríos, Concordia (G-PAE) ; *Simón 4*, idem, déc. 1986 (LP). — BRASIL : *Krapovickas et al. 22787*, Río Grande do Sul, Alegrete, jan. 1973 (CTES). — URUGUAY : *Rosengurtt 741*, Florida, Cerro Colorado (G-PAE) ; *Rosengurtt 1558*, Soriano, Juan Jackson, Arroyo Grande, déc. 1935 (G-PAE) ; *Rosengurtt s.n.*, Flores, Río Yi, Arroyo Marincho, nov. 1936 (G-PAE).

C. microcarpum (Phil.) Troncoso. — CHILE : *D'Urville s.n.*, Santiago (P) ; *Zöllner 2256*, idem, Im Marga-Marga-Tal bei Quilpué, in sandigen Flussbett, 1968 (G-PAE).

C. minuatum Aellen. — BRASIL : *Glaziou 11435*, Río de Janeiro (G-PAE, P).

C. pumilio R. Br. — ARGENTINA : *Hunziker 17379*, Córdoba, Capital, Plaza San Martín (CORD) ; *Hunziker 16517, 16519, 16520*, Tercero Arriba, Cabaña Santa María, juin 1963 (CORD) ; *Lanfranchi 1697*, Buenos Aires, Tigre (SI) ; *Simón 39*, Lincoln, fév. 1986 (LP).

C. carinatum R. Br. — ARGENTINA : *Hunziker 15525*, Misiones, Iguazú, Pto. Esperanza, oct. 1960 (CORD) ; *Novara 3479*, Salta, Anta, entre J.V. González y Gaona, mai 1983 (MCNS) ; *Krapovickas et al. 35738*, Metán, entre Las Juntas y Río Las Piedras, avr. 1980 (CTES) ; *Krapovickas 37382*, Santiago del Estero, mai 1981 (CTES) ; *Villa Carrenzo 280*, Burruyacú, Gobernador Garmendia, mars 1966 (LIL) ; *Hunziker 8778*, Córdoba, Capital, Villa Warcalde (CORD) ; *Hunziker 12359*, Río Primero, 5 km de San Teodoro (CORD) ; *Hunziker 12359*, Totoral, entre Jesús María y Villa General Mitre, avr. 1957 (CORD) ; *Simón 11*, La Carlota, fév. 1985 (LP).

C. mandonii (S. Watson) Aellen. — ARGENTINA : *Lupo 126*, Jujuy, Yavi, 3440 m, avr. 1991 (CTES) ; *Novara 2644*, Salta, Molinos, Luracatao, Laguna Brealito, 3000-3500 m (LP) ; *Núñez 546*, Cachi, Cerro La Apacheta, 4500 m, avr. 1989 (CTES) ; *Krapovickas 21856*, Tucumán, Tafí (CTES) ; *Zardini 290*, idem, Cumbres Calchaquíes, La Queñoa (LP) ; *Hunziker 19048*, Catamarca, Sierra de Ambato (G-PAE) ; *Morello XI*, La Rioja, Sierra Velazco, 1945 (LP) ; *Kiesling et al. 6028*, San Juan, Zonda, Agua Pinto, 2500 m, fév. 1986 (SI-CTES). — BOLIVIA : *Buchtien 4562*, La Paz, 3500 m, 1910 (G-PAE) ; *Ugent et al. 4571*, Cochabamba, Cerro San Pedro, 2625 m, mars 1963 (G-PAE). — PERU : *Escómel s.n.*, Arequipa, Compañía de Jesús, 1920 (P).

MÉTHODES

Le matériel vivant a été fixé dans le Craf III (RAGONESE 1968), dans le FAA (formol, alcool éthylique, acide acétique) ou dans le FAP (formol, alcool éthylique, acide propionique). Les échantillons d'herbier ont été ré-hydratés par ébullition dans l'eau et immergés dans une solution conservatrice (alcool 95%, 540 ml ; glycérine, 250 ml ; eau, 210 ml).

Le tissu épidermique dans son ensemble a été observé sur des lambeaux prélevés des faces abaxiales et adaxiales des feuilles. Pour l'examen topographique, les surfaces foliaires, éclaircies et colorées selon la méthode de DIZEO DE STRITTMATTER (1973), ont été observées au microscope optique. Le matériel coloré à été ensuite déshydraté dans des mélanges éthanol-butanol et monté dans le Cytoseal 280. Des sections

transversales sériées ont été effectuées à partir de fragments de feuilles déshydratés dans des mélanges éthanol-butanol, puis incluses dans la paraffine pour être ensuite colorées à la safranine- « fast-green » (JOHANSEN 1940). Les préparations ont été montées dans le Cytoseal 280.

Des feuilles et des coupes sériées réalisées à la main à partir de matériel frais (certaines colorations spécifiques mettant en évidence le contenu vacuolaire ou la nature des parois ne peuvent être exécutées qu'à partir de matériel frais) et de matériel fixé par le Craf III ont été colorées suivant plusieurs techniques afin de mettre en évidence différents organites et substances chimiques : safranine (JOHANSEN 1940) pour les noyaux et les parois secondaires ; Soudan III pour la cutine (BELIN-DEPOUX 1986) ; acide sulfurique iodé pour la cellulose (BELIN-DEPOUX 1986) ; phloroglucinol pour la lignine (GURR 1965) ; rouge de ruthénium (PEACOCK 1966) pour les mucilages et les pectates ; test « par absence » (JOHANSEN 1940) pour les substances pectiques ; bleu de méthylène (JOHANSEN 1940) pour les mucilages ; bleu d'indophénol (PEACOCK 1966) pour les huiles essentielles ; Soudan IV (JOHANSEN 1940) pour les substances lipidiques en général.

La coloration métachromatique par le bleu de Toluidine (0,05% dans l'eau, puis les sections sont traitées par une solution de molybdate d'ammonium à 1%) pour les polyphénols et les pectates, a été appliquée sur le matériel fixé par le FAA.

Dans tous les cas où l'état du matériel l'a permis, une étude du développement des stomates a été effectuée à partir d'échantillons fixés sur le terrain par le Craf III et colorés par la coloration de FOSTER (1934). Chez *C. minuatum*, espèce connue seulement par le type, l'analyse de l'épiderme et des stomates n'a pas été faite.

Des fragments de feuilles métallisées à l'or-paladium ont été observés au microscope électronique à balayage dans le Laboratoire de Microscopie Electronique du Muséum de Sciences Naturelles de La Plata.

Les préparations anatomiques sont déposées dans le Laboratoire d'études d'Anatomie Végétale évolutive et systématique (L.E.A.V.E.S.) de l'Université de La Plata.

TYPES DE DISTRIBUTION ET HABITATS

D'après leur origine, les espèces de *Chenopodium* subg. *Ambrosia* présentes en Amérique australe peuvent être classées en :

1. **Espèces indigènes, subendémiques et subcosmopolites** : d'un point de vue taxonomique elles appartiennent dans leur majorité à la sect. *Adenois* : *C. andicola*, *C. chilense*, *C. venturii*, *C. oblanceolatum*, *C. sooanum*, *C. microcarpum*, *C. burkartii*, *C. haumanii*, *C. retusum*, *C. dunosum*. *Chenopodium mandonii* appartient à la sect. *Botryoides* ; ses parents les plus proches vivent dans les aires subdésertiques de l'Amérique du Nord. Cette distribution disjointe plaide pour une aire vaste dans des périodes de sécheresse généralisée, dont cette espèce reste comme témoin relictuel (SIMÓN 1996). Bien qu'elle soit l'espèce la plus évoluée du groupe *Botryoides*, elle reste primitive parmi les *Chenopodium* du subg. *Ambrosia*. Elle est confinée aux sommets (au-dessus de 2000 m) où elle trouve les conditions écologiques favorables à son développement (radiation solaire élevée ; sols rocailleux siliceux, très pauvres en matière organique, peu développés) et surtout où la compétition avec d'autres espèces est moindre. *Chenopodium minuatum* (sect. *Margaritaria*) serait aussi une espèce indigène, sauf preuve d'introduction récente (SIMÓN 1995, 1996).

2. **Espèces indigènes cosmopolites** : *C. ambrosioides* et *C. multifidum* (sect. *Adenois*), vraisemblablement d'origine sud-américaine — la présence dans le site des espèces très apparentées en constitue une preuve — se sont acclimatées dans toutes les régions tempérées et tempérées-chaudes du monde. L'homme, qui les utilise à cause de leurs propriétés médicinales, a sûrement contribué à cette large distribution,

3. **Espèces exotiques adventices** : *C. pumilio* et *C. carinatum* (sect. *Orthosporum*), d'origine australienne se sont acclimatées en Afrique, Europe et Amérique. En Amérique Australe elles vivent en Argentine où elles auraient pu être accidentellement introduites dans des arrivages de laine en provenance d'Australie. Initialement citées pour Misiones et Córdoba respectivement (HUNZIKER 1955, 1961, 1965), actuellement *C. carinatum* se trouve aussi dans les provinces de Santa Fé, Santiago del Estero, Salta, Tucumán et Córdoba et *C. pumilio* a élargi son aire vers le S, arrivant au NW de la Province de Buenos Aires.

Par rapport à leurs habitats, nous pouvons considérer trois groupes d'espèces : montagnardes strictes (*C. mandonii*, *C. venturii*, *C. andicola*, *C. chilense*, *C. microcarpum*) ; monta-

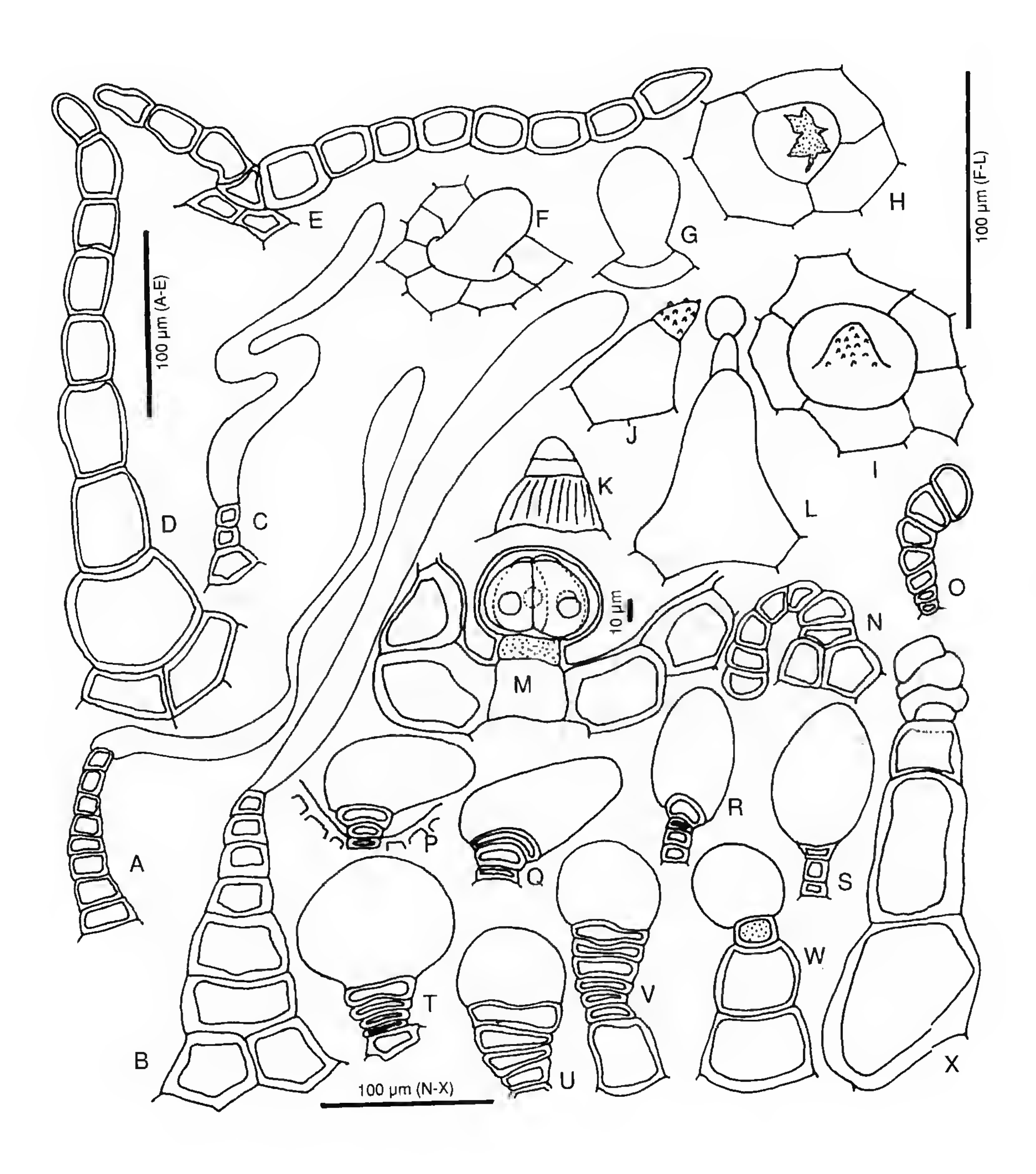


Fig. 1. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, pilosité : **A-E**, poils tecteurs (A-C, sect. *Adenois* ; D, sect. *Margaritaria*, *Orthosporum* et *Botryoides* ; E, sect. *Orthosporum*) ; **F-X**, poils glanduleux (F-L, poils sécréteurs de mucilages, sect *Adenois* ; M, poil sécréteur de solutions salines, sect. *Adenois* ; N-X, poils sécréteurs d'huiles essentielles ; N-S, sect. *Adenois* ; T, sect. *Botryoides* ; U-X, sect. *Margaritaria* et *Orthosporum*).

gnardes facultatives (*C. oblanceolatum*, *C. sooanum*) et planitiaires (*C. burkartii*, *C. retusum*, *C. dunosum*, *C. haumanii*).

CARACTÈRES FOLIAIRES

Morphologie foliaire externe

La tendance évolutive générale dans le subg. *Ambrosia* va vers la réduction foliaire (Simón 1995). Dans les groupes primitifs des deux lignées reconnues précédemment cette tendance se manifeste déjà, mais ce sont les espèces des groupes dérivés qui présentent les feuilles les plus réduites. En général, dans la lignée *Ambrosia* (sect. *Adenois*, subsect. *Adenois* et *Roubieva*), elles sont à limbe étroit et à marge incurvée et épaisse tandis que dans la lignée *Botryoides* (sect. *Botryoides*, *Orthosporum*, *Margaritaria* et *Meiomeria*), les feuilles sont à limbe large et à marge plane et mince.

Valeur adaptative. — Dans l'environnement où ces plantes vivent, la réduction de la surface foliaire est une adaptation qui leur permet d'assurer une meilleure efficacité photosynthétique, une convection de la chaleur plus effective (Stebbins 1976) ainsi qu'une résistance accrue aux effets mécaniques du vent.

Les marges révolutées créent une aire protégée de l'évaporation dans les faces abaxiales. Ceci, associé à la couverture pileuse, permet une densité stomatique élevée nécessaire pour la captation du CO_2 dont la disponibilité constitue le facteur limitant de la photosynthèse dans les environnements à haute radiation solaire (Stebbins 1976).

Pilosité

La pilosité est un des éléments les plus évidents pour distinguer le subg. *Ambrosia* du subg. *Chenopodium*. Chez ce dernier toutes les espèces présentent un seul type de poil glanduleux sécréteur de solutions salines (Simón 1991), similaire aux glandes à sel d'*Atriplex* (Fahn 1979 ; Carolin 1983). Les espèces du subg. *Ambrosia* possèdent à la fois des poils tecteurs et de poils glanduleux, ceci étant un caractère évolutif important pour la systématique des sections (Simón 1995).

Les espèces de la sect. *Adenois* [*C. ambrosioides*,

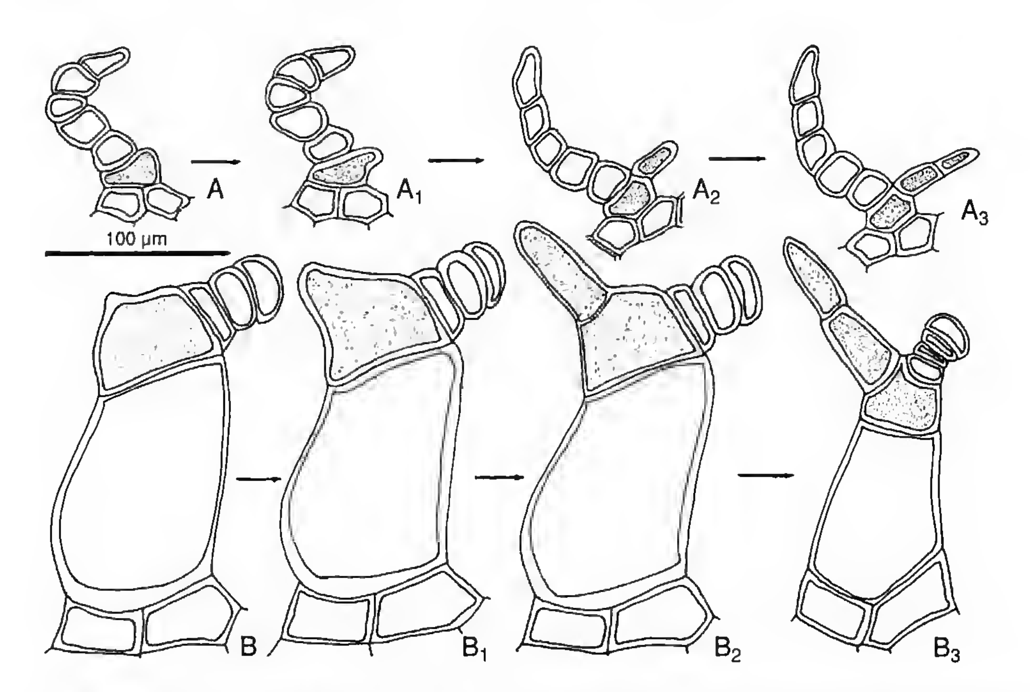


Fig. 2. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, développement des poils bifurqués : **A-A_3**, poil bifurqué non glanduleux ; **B-B_3**, développement de la branche non glanduleuse du poil bifurqué mixte.

C. andicola, *C. chilense*, *C. venturii*, *C. sooanum*, *C. oblanceolatum*, *C. burkartii*, *C. retusum*, *C. dunosum* (subsect. *Adenois*), *C. baumanii*, *C. multifidum* et *C. microcarpum* (subsect. *Roubieva*)] présentent toutes les mêmes types morphologiques de poils.

1. Poils tecteurs simples, pluricellulaires, unisériés, avec une base 1-2-cellulaire, un corps 2-10-cellulaire et une tête unicellulaire tubuleuse et allongée en forme de fouet (Fig. 1A-C).

2. Plusieurs types de poils glanduleux :

— Poils sécréteurs de mucilage : unicellulaires (Fig. 1F-I) et paucicellulaires unisériés (Fig. 1J-L, 3A).

— Poils sécréteurs de solutions salines, pluricellulaires avec une base unicellulaire et une tête 4-cellulaire ; enfoncés dans l'épiderme (Fig. 1M, 3B).

— Deux types morphologiques de poils sécréteurs d'huiles essentielles :

a) pluricellulaires unisériés avec une base 1-2-cellulaire ; un corps 4-10-cellulaire ; une tête 1-cellulaire sphérique et de taille similaire aux cellules du corps (Fig. 1N-O, 3C) ;

b) pluricellulaires unisériés avec une base unicellulaire ; un corps 2-5-cellulaire dont la taille augmente vers la cellule apicale ; une tête unicellulaire ovoïdale ou pyriforme (Fig. 1P-S, 3D). Ces poils forment des « nids pileux » (Fig. 3D) dans l'épiderme abaxial de *C. sooanum*, la couverture pileuse étant donc très dense (SIMÓN 1987) ; chez *C. ambrosioides* ils sont solitaires et enfoncés dans l'épiderme et dans les autres espèces solitaires et au niveau des cellules épidermiques.

Chenopodium mandonii (sect. *Botryoides*) présente une pilosité peu diversifiée, constituée par :

— des poils tecteurs simples pluricellulaires unisériés, avec une base 2-cellulaire, un corps 3-10-cellulaire, et une tête unicellulaire en forme de cylindre ou de cône (Fig. 1D, 3E) ;

— des poils glanduleux, sécréteurs d'huiles essentielles, pluricellulaires, unisériés avec une base unicellulaire, un corps 3-7-cellulaire et une tête unicellulaire sphérique (Fig. 1T, 3G).

Chenopodium minuatum (sect. *Margaritaria*) présente des poils tecteurs similaires à ceux décrits pour *C. mandonii*. En revanche, la pilosité glanduleuse se diversifie. Elle est constituée par le type morphologique décrit pour *C. mandonii* (Fig. 1U-V) auquel s'ajoutent :

— des poils glanduleux, sécréteurs d'huiles essentielles, pluricellulaires, unisériés, à base unicellulaire plus grande que les cellules du corps ; corps 3,5-cellulaire dont la cellule apicale est la plus petite ; tête unicellulaire sphérique (Fig. 1W, 3F) ;

— des poils glanduleux, sécréteurs d'huiles essentielles, pluricellulaires, unisériés, à base unicellulaire plus grande que les cellules du corps ; corps 3-5-cellulaire dont la cellule apicale est la plus petite ; tête 3-4-cellulaire constitué par des cellules aplaties superposées qui forment une structure sphérique (Fig. 1X).

Deux types morphologiques supplémentaires sont présents chez *C. pumilio* et *C. carinatum* (sect. *Orthosporum*) :

— des poils tecteurs bifurqués avec une base unicellulaire ; un corps, en forme de V ou de J, chaque branche, pluricellulaire, uniseriée est constituée par 3-10 cellules et une tête unicellulaire en forme de cône (Fig. 1E, 2A-A_3).

— des poils bifurqués mixtes avec un secteur non glanduleux et un secteur glanduleux sécréteur d'huiles essentielles (Fig. 2B_3). Ces poils se forment à partir des poils glanduleux pluricellulaires unisériés dont l'avant dernière cellule du corps, qui maintient sa capacité méristématique, se divise maintes fois pour former la branche non glanduleuse, pluricellulaire, uniseriée (Fig. 2B-B_3). Des types morphologiques assez proches (avec deux ou trois branches non glanduleuses) ont été illustrés par GOTTSCHALL (1900) et par WURDACK (1986) pour les Melastomataceae. Ils les appellent glandes latérales (« lateral glands »). FAHN (1988) illustre un poil similaire, avec plusieurs branches non glanduleuses et une glanduleuse, qui a été signalé par AZIZIA & CUTLER (1982) chez *Phlomis spp.* (Labiatae) et par WERKER et al. (1985) chez *Rosmarinus officinale* L. (Labiatae).

Les cellules de la base et du corps de tous les types morphologiques de poils sont cutinisées. FAHN (1986) a démontré que les cellules cutini-

sées de poils non glanduleux de 12 espèces de xérophytes agissent de la même façon que les cellules de l'endoderme en empêchant le flux d'eau apoplastique vers le poil. Les cellules cutinisées du corps des poils glanduleux agiraient aussi comme un endoderme, empêchant les solutions sécrétées de revenir vers la plante à travers l'apoplaste (FAHN 1979).

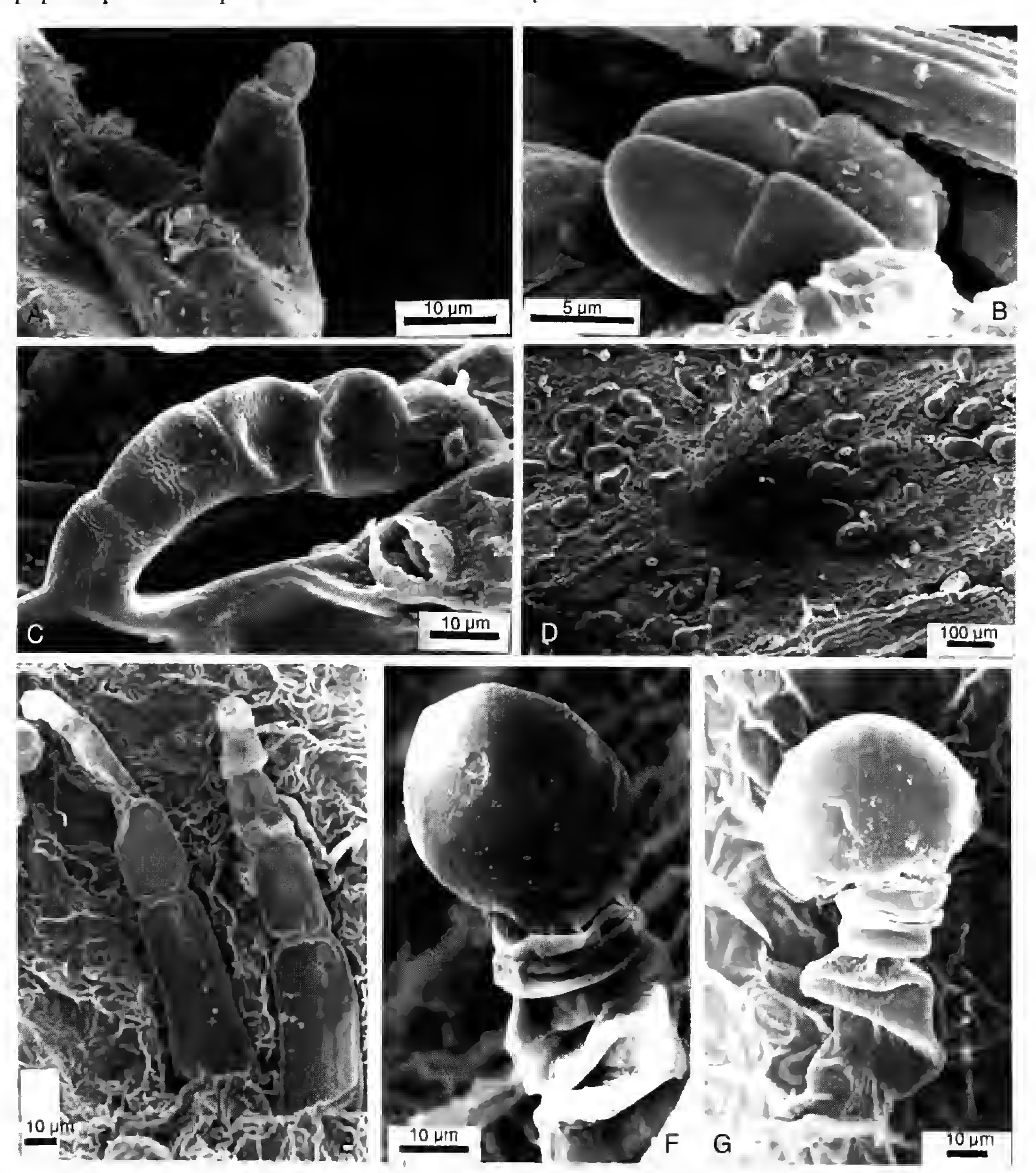


Fig. 3. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, pilosité au MeB (A-D : sect. *Adenois* ; E-G, sect. *Orthosporum* et *Botryoides*) : **A**, poil glanduleux paucicellulaire chez *C. burkartii* (*Hunziker 8393*, GPAE) ; **B**, poil glanduleux pluricellulaire à tête 4-cellulaire chez *C. haumanii* (*Schinini 17604*, CTES) ; **C**, poil glanduleux pluricellulaire chez *C. retusum* (*Tur et al. 1764*, LP) ; **D**, nids pileux chez *C. sooanum* (*Fabris 2417*, LP) ; **E**, poils tecteurs chez *C. pumilio* (*Hunziker 16517*, CORD) ; **F**, poil glanduleux chez *C. carinatum* (*Krapovickas 37382*, CTES) ; **G**, poil glanduleux chez *C. mandonii* (*Krapovickas 21856*, CTES).

Valeur adaptative. — La pilosité en général agit comme un écran qui reflète la lumière solaire ; de plus, l'évaporation des huiles essentielles produites par les poils glanduleux augmente la densité de l'air dans sa couche située juste sur le limbe (BÖCHER 1979). L'épaisseur de cette dernière est augmentée par l'ensemble des poils, des substances sécrétées et les particules du sol qui y adhèrent. Ceci permet d'atténuer l'absorption de radiations ultraviolettes, minimiser le surchauffement foliaire et ralentir le mouvement d'air dans la surface, ce qui conduit à une réduction de la transpiration et constitue à la fois une adaptation du processus photosynthétique aux endroits arides et chauds. Cette acclimatation morphologique, obtenue dans le cas présent par le biais de la pilosité (et d'autres structures réflectantes tel que les cires) consiste à limiter l'absorption de lumière au fur et à mesure que la température de l'air augmente, de cette façon, la température de la feuille se maintient presque constante et proche de la valeur optimale pour la photosynthèse (EHLERINGER et al. 1981). Une protection efficace contre l'attaque des herbivores et l'oviposition d'insectes est aussi assurée (FAHN & SHIMONY 1996). Les mucilages sécrétés par certains types de poils peuvent préserver la surface foliaire du dessèchement et des dégradations causés par le vent. Ils pourraient aussi contribuer à éviter des refroidissements et/ou des surchauffements excessifs de la surface foliaire.

Certains poils pourraient avoir aussi une fonction d'absorption d'eau, ceci étant d'autant plus envisageable que des plis orientés radialement se situent autour de leur base.

STOMATES

Les feuilles des espèces analysées sont amphistomatiques mais la densité est plus élevée dans l'épiderme abaxial. Au niveau des nervures, les stomates sont absents. Les épidermes sont de type mélangé, c'est-à-dire que de nouveaux stomates se forment encore entre les stomates adultes.

La position des stomates dans les sections transversales varie selon les espèces. Ils peuvent se trouver au même niveau, enfoncés ou saillants par rapport à l'épiderme voisin. Parmi ces derniers, deux cas sont possibles : type a, les cellules de garde seules dépassent totalement ou partiellement aussi bien les cellules péri-stomatiques que les cellules banales de l'épiderme (Fig. 4B) ; type b, les cellules de garde et un cycle de cellules péri-stomatiques dépassent les cellules banales de l'épiderme (Fig. 4C).

Les stomates qui se trouvent au niveau de l'épiderme (Fig. 4A) et les saillants de type a (Fig. 4B) prédominent dans la sect. *Adenois*, et, en général,

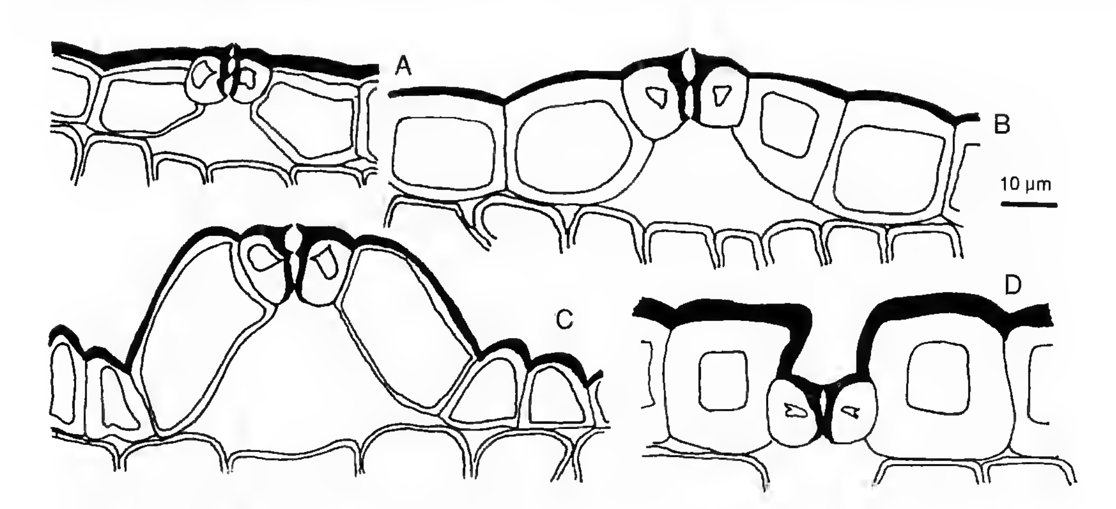


Fig. 4. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, position des stomates : **A**, stomate au niveau de l'épiderme chez *C. chilense* (*Simón 25*, LP) ; **B**, stomate saillant du type a chez *C. oblanceolatum* (*Simón 18*, LP) ; **C**, stomate saillant du type b chez *C. dunosum* (*Cabrera 3977*, LP) ; **D**, stomate enfoncé chez *C. sooanum* (*Cabrera 9478*, LP).

dans toutes les espèces du subg. *Ambrosia* qui vivent en Amérique du Sud ; ils sont présents dans toutes les espèces en proportions diverses. Les stomates enfoncés (Fig. 4D) apparaissent dans l'épiderme adaxial de *C. sooanum*, *C. retusum* et *C. microcarpum* tandis que les saillants de type b (Fig. 4C) dans les épidermes adaxial et abaxial de *C. dunosum*, et dans l'épiderme abaxial de *C. retusum*, *C. sooanum*, *C. multifidum* et *C. pumilio*.

Suivant la terminologie proposée par ROLLERI et al. (1987) j'appelle cellules péri-stomatiques toutes les cellules qui entourent les cellules de garde, quelle que soit leur morphologie. Les cellules annexes sont des cellules péri-stomatiques qui présentent des différences morphologiques par rapport aux cellules banales de l'épiderme qui les entourent. Les cellules voisines sont des cellules péri-stomatiques morphologiquement similaires aux cellules banales de l'épiderme.

TYPES STOMATIQUES

Des stomates de « type renonculacé » (c'est-à-dire anomocytiques) et des paracytiques ont été cités par METCALFE & CHALK (1957, 1979) pour la famille des Chenopodiaceae. SAADOUN & DECAMPS (1991) dans une étude qui concerne 15 genres de Chenopodiaceae de la région méditerranéenne (hors *Chenopodium*), trouvent les types anomocytiques périgènes et mésopérigènes, anisocytiques et paracytiques mésopérigènes et les anisocytiques et paracytiques mésogènes. Pour le genre *Chenopodium* en particulier, GATUSO & GATUSO (1987) observent les types anomocytiques, tétracytiques et anisocytiques, périgènes et méso-périgènes, chez *Chenopodium ambrosioides*.

Les types stomatiques ont été décrits suivant la terminologie morpho-ontogénique proposée par GUYOT (1966). Les types staurocytiques méso-périgènes et cyclocytiques, méso-périgènes et mésogènes, correspondent aux types stauro-mesoperigenous, cyclo-mesoperigenous et cyclo-mesogenous de la classification de FRYNS-CLAESSENS & VAN COTTHEM (1973).

Rappelons que, d'après leur origine ontogénique, les stomates peuvent être classés en :

— Stomates périgènes : la cellule méristémoïde, se divise pour donner les deux cellules de garde. Le stomate adulte est entouré uniquement par des cellules banales de l'épiderme, toutes semblables (« cellules voisines », selon la terminologie proposée par ROLLERI et al. 1987).

— Stomates méso-périgènes : deux cas sont possibles : 1. La cellule méristémoïde se divise inégalement pour donner naissance à la cellule-mère du stomate et sa cellule-soeur ; la cellule-mère par une deuxième division donne naissance aux cellules de garde. Le stomate sera entouré par une cellule péri-stomatique d'origine mésogène et des cellules banales de l'épiderme (péri-stomatiques d'origine périgène). 2. Une première division inégale cloisonne la cellule méristémoïde en deux cellules. La plus petite des cellules résultantes subit une deuxième division pour donner naissance à la cellule-mère que se divisera à son tour pour donner les cellules de garde. Le stomate sera entouré par deux cellules péri-stomatiques d'origine mésogène et une cellule banale de l'épiderme (péri-stomatique d'origine périgène).

— Stomates mésogènes : la cellule méristémoïde se cloisonne en donnant des cellules qui entourent complètement la cellule-mère du stomate. Les cellules de garde et toutes les cellules péri-stomatiques ont le même origine.

Les types stomatiques trouvés sont :

Anomocytiques périgènes (Fig. 5A-A_3) et **méso-périgènes** (Fig. 5B-B"$_4$). Les stomates anomocytiques sont le seul type présent chez *C. venturii* et *C. mandonii*. Ils se trouvent en proportion variable, mélangés à d'autres types, chez *C. chilense*, *C. andicola*, *C. microcarpum*, *C. oblanceolatum*, *C. baumanii*, *C. multifidum*, *C. ambrosioides*, *C. pumilio* et *C. carinatum*. Ils sont absents chez *C. sooanum*, *C. burkartii* et *C. dunosum*.

Anisocytiques méso-périgènes (Fig. 5C-C_5). Ils se trouvent en proportion variable chez *C. chilense*, *C. andicola*, *C. microcarpum*, *C. oblanceolatum*, *C. baumanii*, *C. multifidum*, *C. ambrosioides*, *C. pumilio* et *C. carinatum*.

Staurocytiques méso-périgènes (Fig. 5C-C'$_5$). Ils se trouvent en proportion variable chez *C. chilense*, *C. andicola*, *C. microcarpum*, *C. oblanceolatum*, *C. sooanum*, *C. burkartii*, *C. retusum*, *C. dunosum*, *C. baumanii*, *C. multifidum*, *C. ambrosioides*, *C. pumilio* et *C. carinatum*.

Tétracytiques méso-périgènes (Fig. 5C-C"$_5$). Ils se trouvent en proportion variable chez *C.*

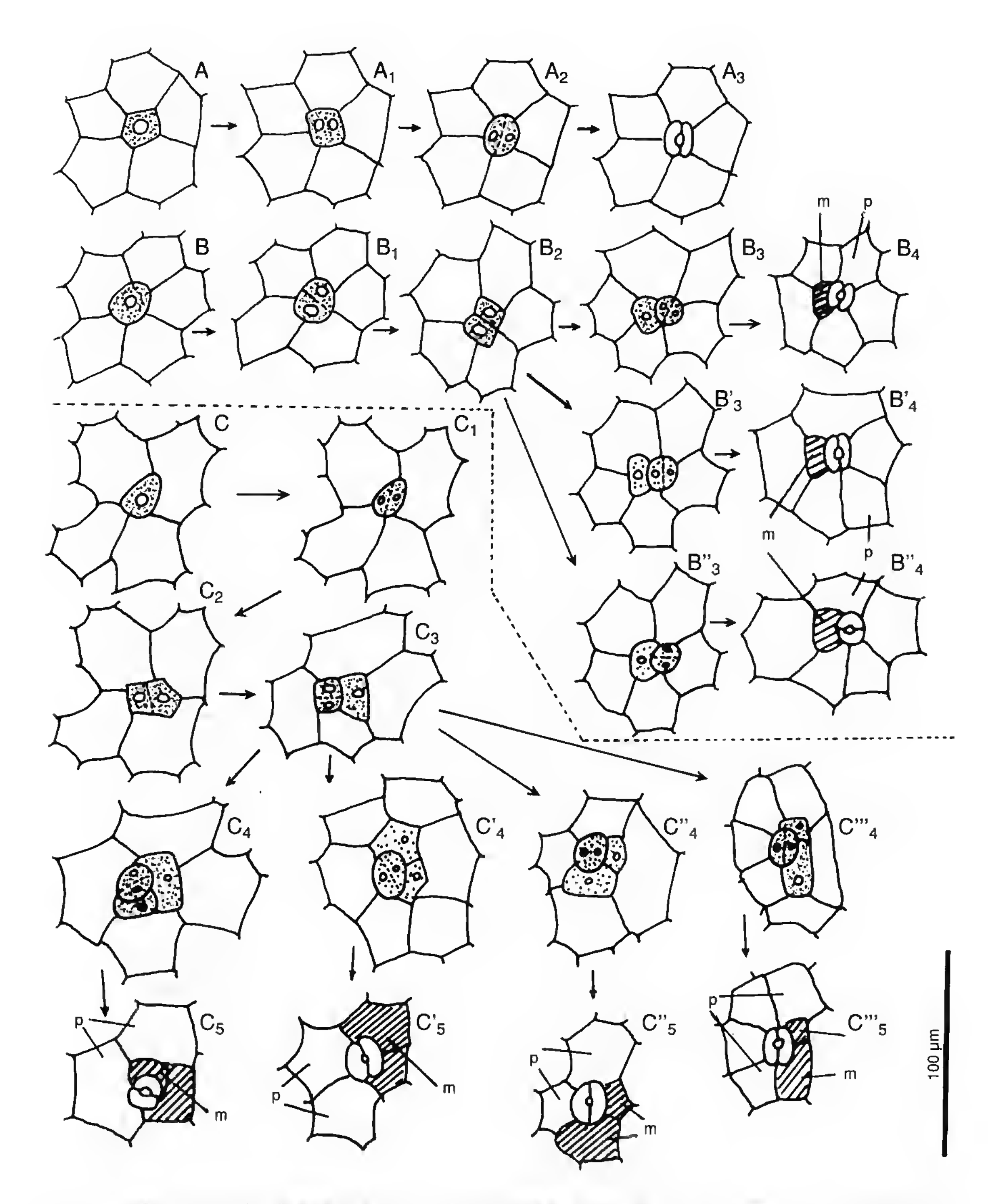


Fig. 5. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, stomatogénèses périgène et méso-périgènes : **A-A$_3$**, stomates anomocytiques périgènes ; **B-B"$_4$**, stomates anomocytiques méso-périgènes ; **C-C$_5$**, stomates anisocytiques mésopérigènes ; **C-C'$_5$**, stomates staurocytiques méso-périgènes ; **C-C"$_5$**, stomates tétracytiques méso-périgènes ; **C-C'"$_5$**, stomates cyclocytiques méso-périgènes. (En pointillé, cellules méristémoïdes et très jeunes cellules issues des mitoses ; m, péri-stomatique d'origine mésogène ; p, péri-stomatique d'origine périgène ; en hachuré, jeunes cellules ; en blanc, cellules épidermiques adultes).

chilense, C. andicola, C. microcarpum, C. oblanceolatum, C. burkartii, C. dunosum, C. baumanii, C. multifidum, C. ambrosioides, C. pumilio et *C. carinatum.*

Cyclocytiques méso-périgènes (Fig. 5C-C'''$_5$). Ils se trouvent en proportion variable chez *C. chilense, C. andicola, C. microcarpum, C. oblanceolatum, C. sooanum, C. burkartii, C. retusum, C. dunosum, C. multifidum, C. ambrosioides, C. pumilio* et *C. carinatum.*

Bicytiques diacytiques (Fig. 6A-A$_4$) **et paracytiques** (Fig. 6A-B$_3$) **mésogènes**. Ils se trouvent en proportion variable chez *C. baumanii, C. multifidum, C. ambrosioides, C. pumilio* et *C. carinatum.*

Anisocytiques mésogènes (Fig. 6A,D-D$_4$). Ils se trouvent en proportion variable chez *C. burkartii, C. retusum* et *C. dunosum.*

Tétracytiques mésogènes (Fig. 6A,C-C$_5$). Ils se trouvent en proportion variable chez *C. sooanum, C. burkartii, C. retusum* et *C. dunosum.*

Cyclocytiques mésogènes (Fig. 6A-A$_6$). Une seule espèce, *C. dunosum*, présente ce type stomatique.

D'une façon générale, les types stomatiques signalés ci-dessus se trouvent mélangés en différentes proportions dans les épidermes foliaires des espèces analysées et ces proportions peuvent varier en fonction de l'âge de la feuille. Il n'est donc pas possible de caractériser une espèce par un type de stomate, à l'exception de *C. venturii* et *C. mandonii* qui présentent 100% des stomates adultes anomocytiques et de *C. dunosum,*

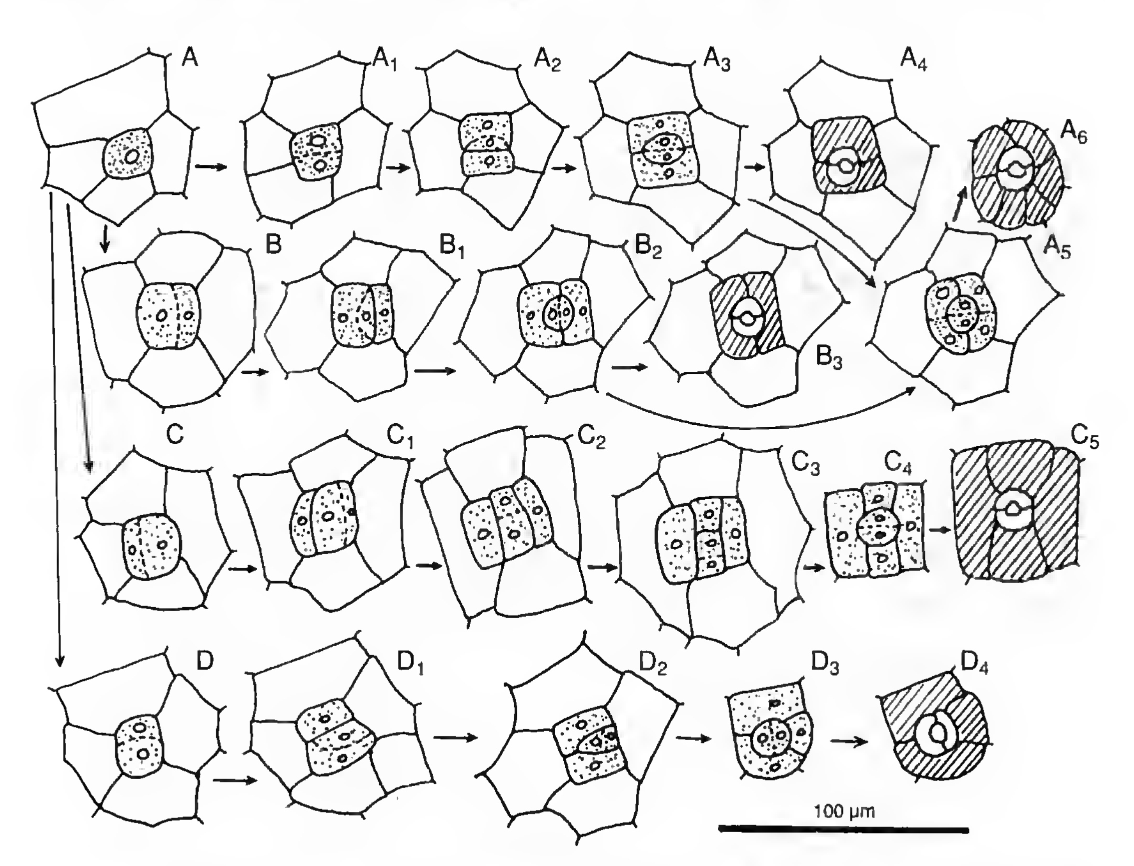


Fig. 6. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, stomatogénèses mésogènes : **A-A$_4$**, stomates bicytiques paracytiques ; **A-B$_3$**, stomates bicytiques diacytiques ; **A-A$_6$** et **A-B-B$_2$-A$_5$-A$_6$**, stomates cyclocytiques ; **A-C-C$_5$**, stomates tétracytiques ; **A-D-D$_4$**, stomates anisocytiques. (En pointillé, cellules méristémoïdes et très jeunes cellules issues des mitoses ; en hachuré, jeunes cellules ; en blanc, cellules épidermiques adultes).

l'unique espèce à avoir développé des stomates cyclocytiques d'origine mésogène.

La proportion des différents types stomatiques trouvée dans chaque espèce est exposée dans le Tableau 1. Les pourcentages ont été calculés sur une moyenne de 30 comptages effectués dans une surface de 0,025 mm^2, pour 3 feuilles (tiers inférieur, milieu, tiers supérieur) de chaque exemplaire ; (2)-5 spécimens de chaque espèce (selon disponibilité de matériel) ont été analysés.

Caractères des cellules de garde

Plusieurs auteurs (Solereder 1908 ; Stace 1966 ; Baranova 1972 ; Wilkinson 1979) ont signalé l'importance taxonomique de la morphologie des cellules de garde et de leurs rebords cuticulaires. Pour leur description, Stace (1965) et Wilkinson (1979) présentent une terminologie en anglais. Me basant sur le schéma de Wilkinson (1979), modifié de celui de Stace (1965), je propose une terminologie en langue française (Fig. 7).

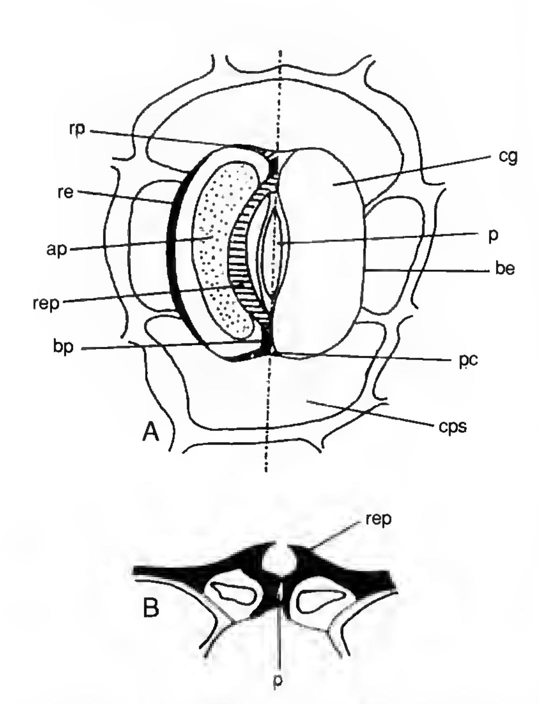


Fig. 7. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, caractères des cellules de garde ; schéma modifié de celui de Wilkinson (1979) basé sur Stace (1965). **A**, stomate en vue superficielle : à droite, caractères topographiques ; à gauche, cellule de garde présentant des caractères particuliers ; **B**, détail du rebord externe du pore en coupe transversale. (cg, cellule de garde ; p, pore (ostiole) ; be, bord épidermique de la cellule de garde ; pc, paroi de contact des cellules de garde ; cps, cellule péri-stomatique ; rp, rebord polaire ; bp, bâton polaire ; re, rebord épidermique ; rep, rebord externe du pore ; ap, aire pectinée).

Les cellules de garde des espèces analysées, en vue superficielle présentent des rebords cuticulaires autour du pore (rebord externe du pore), dans les parois de contact des cellules de garde (bâtons polaires), dans la paroi de la cellule de garde qui est en contact avec la cellule péri-stomatique (rebord épidermique) ainsi que dans les pôles (rebords polaires).

La nature chimique des parois des cellules de garde est cellulosique, néanmoins certaines aires des parois externes présentent des fortes concentrations de substances pectiques (aires pectinées).

1. Rebord externe du pore : il peut être mince ou épais et se présenter solitaire ou associé aux rebords polaires et/ou aux bâtons polaires.
2. Rebords épidermiques : la paroi de la cellule de garde en contact avec la cellule péri-stomatique (bord épidermique de la cellule de garde selon Stace 1965) peut être mince ou se présenter partiellement ou totalement épaissie constituant un rebord épidermique.
3. Bâtons polaires : les parois de contact des cellules de garde peuvent être minces ou épaisses. Dans le deuxième cas, les épaississements ressemblent à des bâtons droits qui peuvent être solitaires ou associés au rebord externe du pore et/ou aux rebords polaires.
4. Rebords polaites : il peuvent être en forme de T, de V, de triangles ou de globules, ces derniers se présentant solitaires ou en paires.
5. Aires pectinées : Les parois externes des cellules de garde réagissent de façon différentielle aux tests microchimiques. Certaines apparaissent tout à fait incolores et d'autres avec des aires colorées bien déterminées.

Le test du rouge de ruthénium est fortement positif dans les aires décrites ce qui indique une concentration de substances pectiques. Le test « par absence » (Johansen 1940) et celui du bleu de Toluidine ont confirmé leur nature pectique. Vening (1954) suggère que l'accumulation de substances pectiques dans certaines cellules se produirait juste avant leur lignification. Ceci ne parait pas être le cas pour les cellules de garde des

espèces ici analysées car le test du bleu de toluidine indique l'absence totale de polyphénols ou d'autres précurseurs chimiques de la lignine.

À ma connaissance, ce caractère n'a jamais été observé dans la famille des Chenopodiaceae ni dans aucune autre famille des Phanérogames.

Dans le subg. *Ambrosia* les aires pectinées peuvent être réniformes ou bien réduites, en forme de « H ». Leur présence ou absence ainsi que leur forme est un caractère constant pour chaque espèce donc ayant une valeur taxonomique. Elles sont absentes chez *C. dunosum* ; chez *C. pumilio*, *C. chilense* et *C. burkartii* certains stomates possèdent des cellules de garde sans aires colorées et d'autres avec des aires réniformes ; chez *C. sooanum* elles sont réduites en forme de « H » ; elles sont réniformes chez *C. ambrosioides*, *C. andicola*, *C. oblanceolatum*, *C. retusum*, *C. venturii*, *C. multifidum*, *C. microcarpum*, *C. carinatum* et *C. mandonii*.

Les caractères des cellules de garde décrits, leur présence ou absence, ainsi que leur forme, sont constants pour chaque espèce donc ont une valeur taxonomique. Ils ont permis de grouper les stomates des espèces analysées en 8 types morphologiques :

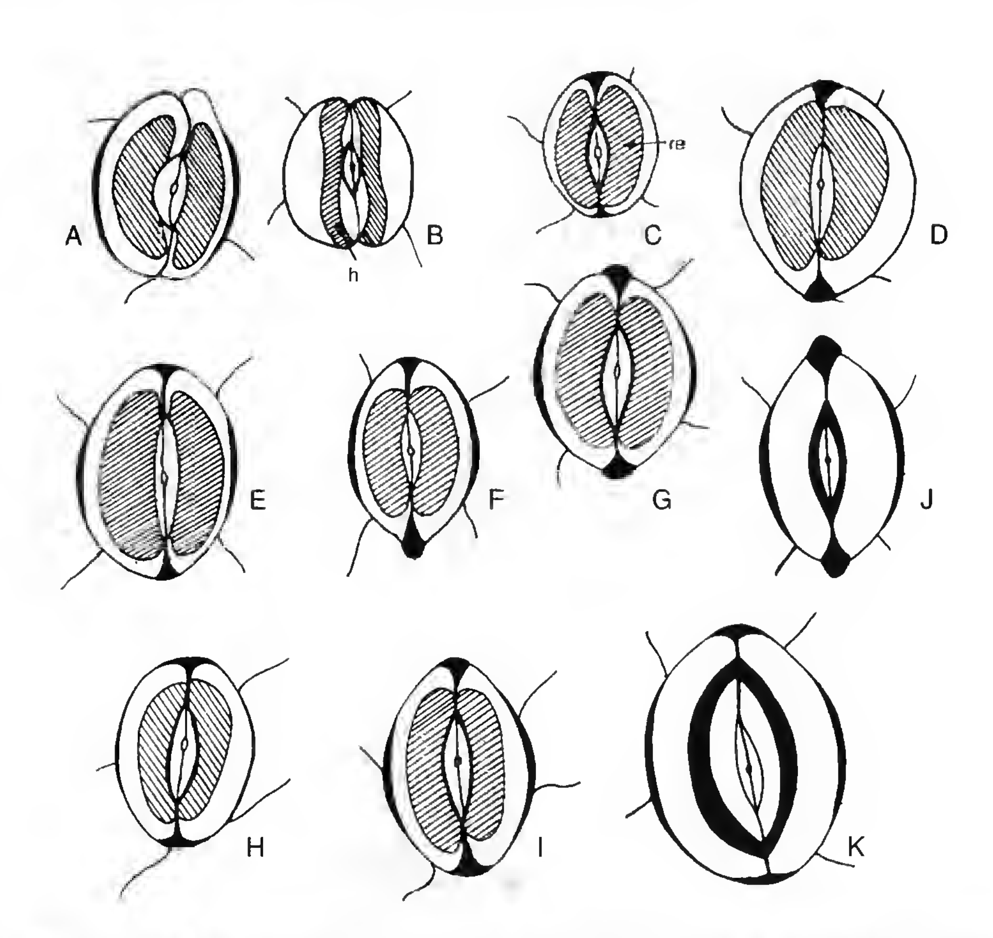


Fig. 8. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, types morphologiques de cellules de garde : **A**, type 1 chez *C. ambrosioides* (*Simón 6*, LP) ; **B**, type 2 chez *C. sooanum* (*Ugent 4746*, GPAE) ; **C**, type 5 chez *C. carinatum* (*Krapovickas 35738*, CTES) ; **D**, type 3 chez *C. retusum* (*Krapovickas et al. 37705*, CTES) ; **E**, type 4 chez *C. venturii* (*Novara 6462*, MCNS) ; **F**, type 4 chez *C. microcarpum* (*D'Urville s.n.*, P) ; **G**, type 6 chez *C. multifidum* (*Novara 4741*, MCNS) ; **H**, type 6 chez *C. haumanii* (*Krapovickas 22787*, CTES) ; **I**, type 6 chez *C. mandonii* (*Zardini 290*, LP) ; **J**, type 7 chez *C. pumilio* (*Hunziker 16520*, CORD) ; **K**, type 8 chez *C. burkartii* (*Schinini 16158*, CTES). h, aire pectinée en forme de « h » ; re, aire pectinée réniforme.

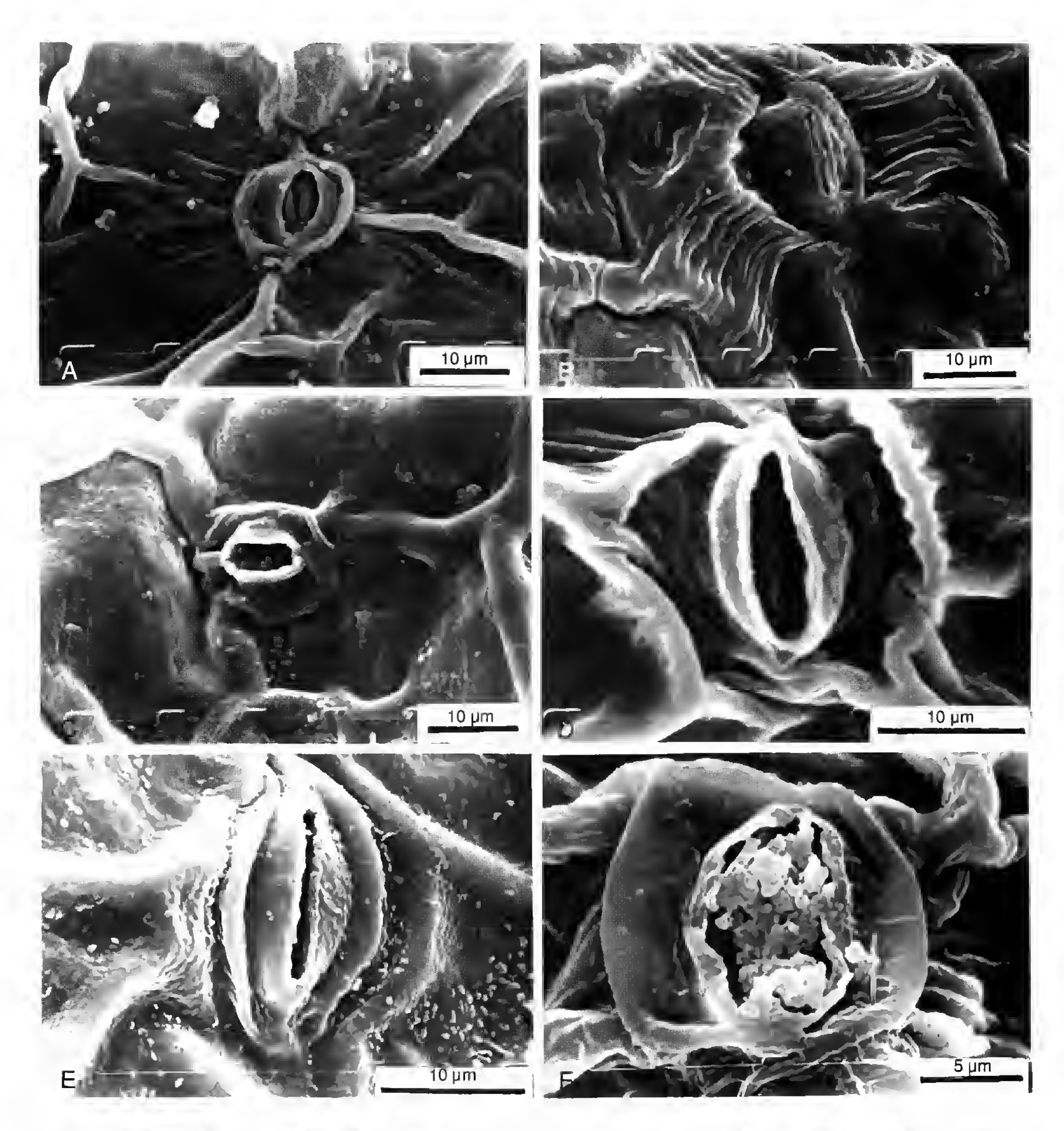


Fig. 9. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, caractères stomatiques et cuticulaires au MeB. **A**, *C. chilense* (*Zollner 1257*, GPAE), stomate staurocytique, cellules de garde avec rebord externe du pore et rebord épidermique, cellules peri stomatiques avec des plis qui convergent vers le stomate, granules de cire épicuticulaire ; **B**, *C. sooanum* (*Fabris et al. 2417*, LP), cuticule pliée, plis très profonds convergeant vers le stomate ; **C**, *C. oblanceolatum* (*Spegazzini s.n.*, LP) ; stomate anisocytique, cellules de garde avec rebord externe du pore, bâtons et rebords polaires, face interne des cellules de garde verruqueuse ; cuticule ridé et verruqueuse ; **D**, *C. venturii* (*Descole 1446*, LIL), cellules de garde avec rebord externe du pore, rebord épidermique et globules polaires ; **E**, *C. dunosum* (*Cabrera 3977*, LP), cellules de garde avec rebord externe du pore et rebord épidermique très épais, rebords polaires ; cuticule verruqueuse ; cire épicuticulaire en granules et en globules ; **F**, *C. mandonii* (*Ugent et al. 4571*, GPAE), stomate obturé avec des granules de cire épicuticulaire.

Type 1 (Fig. 8A) : Rebord externe du pore mince, rebord épidermique présent, bâtons polaires absents, rebords polaires absents, aire pectinée réniforme (*C. ambrosioides*).

Type 2 (Fig. 8B, 9B) : Rebord externe du pore épais, rebord épidermique absent, bâtons polaires absents, rebords polaires en forme de V, aire pectinée en forme de H (*C. sooanum*).

Type 3 (Fig. 8D) : Rebord externe du pore mince ; rebord épidermique absent ; bâtons polaires absents ; rebords polaires triangulaires ; aire pectinée réniforme (*C. retusum*).

Type 4 (Fig. 8E-F, 9D) : Rebord externe du pore mince, associé aux rebords polaires ; rebord épidermique présent ; bâtons polaires présents ; rebords polaires en forme de T ou l'un en forme de T et l'autre un globule ou deux globules ; aire pectinée réniforme (*C. venturii*, *C. microcarpum*).

Type 5 (Fig. 8C, 9C, 11D) : Rebord externe du pore épais, associé aux bâtons polaires et aux rebords polaires ; rebord épidermique absent ; bâtons polaires présents ; rebords polaires en forme de T vers presque triangulaire, des fois avec des globules ; aire pectinée réniforme (*C. burkartii*, *C. chilense*, *C. andicola*, *C. oblanceolatum*, *C. carinatum*).

Type 6 (Fig. 8G-I) : Rebord externe du pore épais, associé aux bâtons et rebords polaires ; rebord épidermique présent ; bâtons polaires présents ; rebords polaires en forme de T ou avec de globules polaires paires et symétriques ; aire pectinée réniforme (*C. baumanii*, *C. mandonii*, *C. multifidum*, *C. pumilio*).

Type 7 (Fig. 8J, 9E) : Rebord externe du pore épais ou très épais ; rebord épidermique présent ; bâtons polaires présents ; rebords polaires en forme de T ou avec de globules polaires paires et symétriques ; aire pectinée absente (*C. dunosum*, *C. pumilio*).

Type 8 (Fig. 8K, 9A) : Rebord externe du pore très épais ; rebord épidermique présent ; bâtons polaires présents ; rebords polaires en forme de T ; aire pectinée absente (*C. chilense*, *C. burkartii*).

Stomates obturés

Certains stomates apparaissent partiellement ou totalement obturés. Les tests microchimiques effectués — bleu de toluidine, bleu de méthylène, chlorure de zinc ioduré, test pour déterminer la présence de substances pectiques par absence, Soudan IV, bleu d'indophénol — révèlent que les substances qui se déposent sur les pores stomatiques sont des mucilages et des cires. Les mucilages apparaissent sur les stomates de toutes les espèces étudiées en proportion variable et leur dépôt n'altère pas la fonctionnalité du stomate. Les cires se trouvent en forme de granules, de globules ou bien de plaques (des coulées) de forme irrégulière qui recouvrent des surfaces assez larges (Fig. 11C). Quand la quantité de cire est importante, le pore stomatique est totalement obturé et le stomate n'est plus fonctionnel. Des dépôts de cire sur les stomates se présentent dans toutes les espèces analysées particulièrement chez *C. mandonii* où des granules de cire obturent totalement certains stomates (Fig. 9F), principalement sur la surface abaxiale.

Wilkinson (1979) signale des pores stomatiques obturés pour les conifères ainsi que pour des familles de Dicotylédones tels que les Winteraceae, les Cactaceae et les Anacardiaceae. À ma connaissance, c'est la première fois qu'ils sont signalés chez les Chenopodiaceae.

Valeur adaptative. — Le contrôle de l'évaporation au niveau des stomates s'effectue soit par leur position enfoncée soit par des rebords épais qui protègent le pore. Les mucilages déposés sur les pores stomatiques pourraient aussi contribuer à la réduction de l'évaporation. Les dépôts de cire auraient la même fonction d'autant plus qu'ils sont particulièrement importants chez les espèces où la couverture pileuse est faible (*C. mandonii*). Une autre fonction pourrait aussi être envisagée chez cette espèce de haute montagne qui présente des stomates totalement obturés. Il se peut que la perte de fonctionnalité de ces stomates réduise aussi la ventilation, ainsi le réchauffement conséquent permettrait d'augmenter le rythme photosynthétique et une meilleure résistance aux basses températures nocturnes. Ceci a été postulé par Böcher (1979) pour des espèces épistomatiques des Andes présentant une dorsiventralité inverse partielle, c'est-à-dire, où seulement le tissu épidermique est impliqué. Des stomates totalement obturés, plus nombreux dans la surface abaxiale, constitueraient une dorsiventralité inverse par-

TABLEAU 1. — Caractères des stomates et des cellules épidermiques.

HAB	ESPÈCE	TYPES STOMATIQUES									TYPE cg	TYPE épid.
			MÉSO-PÉRIGÈNES				MÉSOGÈNES					
		% anomo	% aniso	% tétra	% staur	% cyclo	% aniso	% tétra	% bicyt	% cyclo		
hms	man	100									4	1
	ven	100									6	1
	chi	34,25	2,95	44,1	12,75	5,95					5-8	2
	and	17,5	16,2	28,05	26,95	11,3					5	2
	mic	22,7	25,9	35,3	5,25	10,85					4	2
hmf	obl	12,35	13,5	30,55	30,8	12,8					5	3
	soo				3,25	24,5		72,25			2	3
pl	bur			16,03	18,13	4,05	21,6	40,2			5-8	3
	ret				15,25	45	3,5	36,25			3	3
	dun			7,75	23,2	5,05	2,75	29,75		31,5	7	4
	hau	17,5	22,3	50,4	7,9				1,9		6	1
cos	mul	15,85	11,6	49,1	14,85	7,2			1,4		6	2
	amb	14,5	17,45	20,35	44,35	0,65			2,7		1	2
adv	pum	44,05	9,05	37,05	4,15	1,9			3,8		6-7	2
	car	34,1	10,25	35,05	2,9	14,8			2,9		5	2

HAB, habitat ; hms, haute montagne stricte ; hmf, haute montagne facultative ; pl, planitiaire ; cos, cosmopolite ; adv, adventice. Les espèces sont indiqués avec les trois premières lettres de leur épithète spécifique. Les noms des types stomatiques sont abrégés aux cinq premières lettres : type cg, type de cellules de garde ; type épid., type d'épiderme.

tielle fonctionnelle, même si anatomiquement la feuille est amphistomatique.

La concentration de substances pectiques dans les parois externes des cellules de garde pourrait être un caractère adaptatif dans la mesure où ces substances, grâce à leurs propriétés hydrophiles, peuvent aider à la rétention de l'humidité et peut être d'une façon quelconque contrôler le processus d'ouverture et de fermeture du stomate. Elles pourraient aussi éviter le surchauffement au niveau des cellules de garde.

Dans les stomates saillants du type b, une large chambre sous-stomatique reste délimitée par les cellules péri-stomatiques surélevées ce qui permettrait une accumulation importante de gaz carbonique dont la plante pourrait se servir dans les périodes de fermeture stomatique.

CELLULES ÉPIDERMIQUES BANALES

En vue superficielle. — Selon la morphologie des cellules banales il est possible de reconnaître 5 types d'épidermes adultes dans les espèces étudiées : des épidermes à parois cellulaires rectilignes (Fig. 10E,I,M,Q,T) ; des épidermes à parois cellulaires très peu ondulées ou sub-rectilignes (Fig. 10L,P) ; des épidermes à parois cellulaires ondulées (Fig. 10A) ; des épidermes à parois cellulaires échancrées, avec des échancrures régulières et profondes en forme de U (Fig. 10D) ; des épidermes à parois cellulaires échancrées avec des échancrures irrégulières en forme de V et/ou en U (Fig. 10H).

Les épidermes adaxiaux et abaxiaux des feuilles de chaque espèce à l'état adulte, sont différents. Néanmoins, au niveau des nervures, on retrouve toujours des cellules banales allongées. La combinaison des épidermes présents sur les faces supérieures et inférieures m'a permis d'établir 4 groupes d'espèces où il est possible de constater une tendance évolutive vers des parois de plus en plus rectilignes :

1. Épiderme adaxial à parois cellulaires ondulées ; épiderme abaxial à parois cellulaires échancrées, avec des échancrures régulières et profondes en U (Fig. 10A-D). — *C. mandonii*, *C. venturii*, *C.*

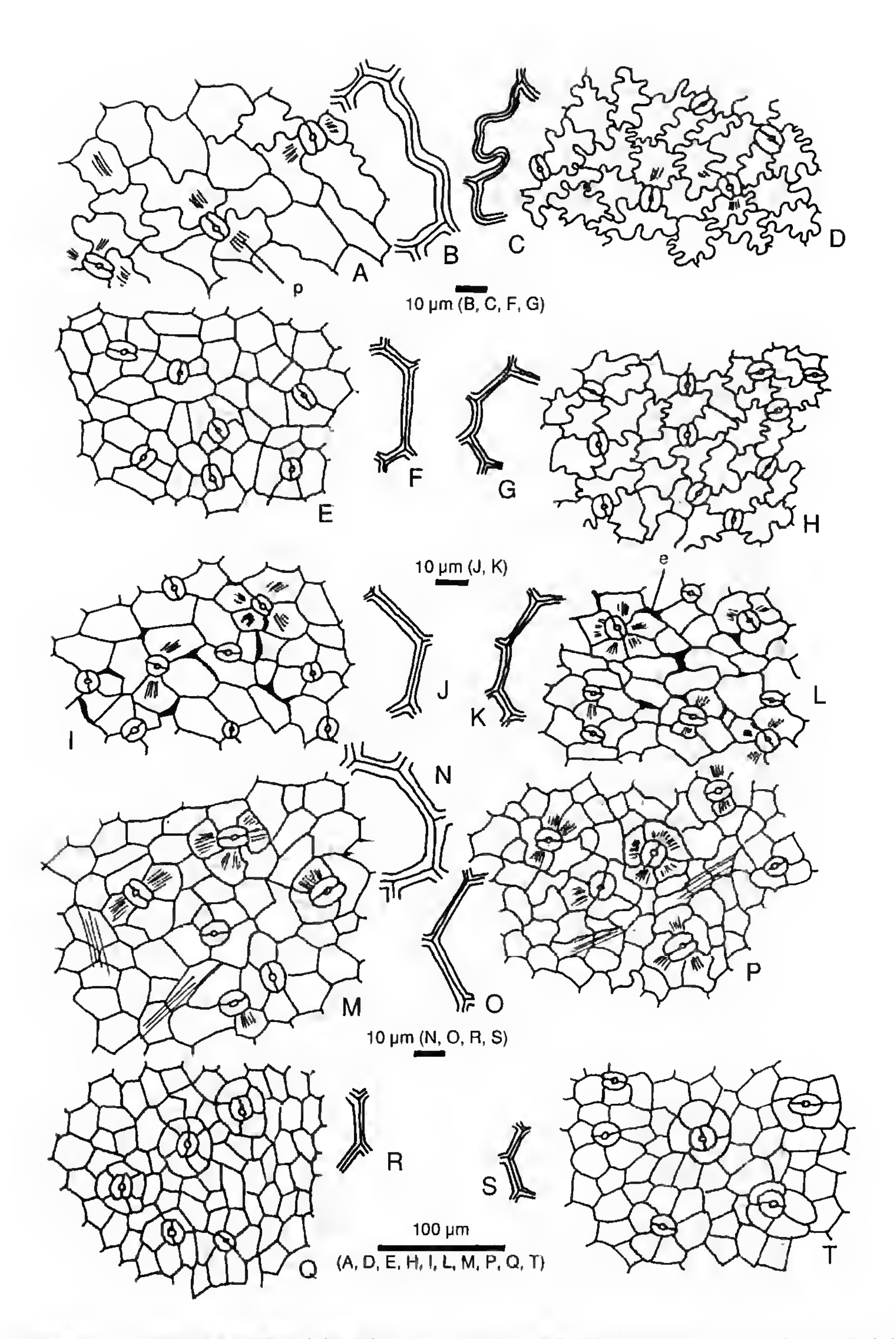


Fig. 10. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, cellules épidermiques banales : **A-D**, épiderme du type 1 chez *C. venturii* (*Cabrera et al. 21445*, LP) ; **E-H**, épiderme du type 2 chez *C. chilense* (*Rúgolo et al. 257*, CTES) ; **I-L**, épiderme du type 3 chez *C. burkartii* (*Schinini et al. 17115*, CTES) ; **M-P**, épiderme du type 3 chez *C. sooanum* (*Volponi et al. 119*, LP) **Q-T**, épiderme du type 4 chez *C. dunosum* (*Cabrera 3977*, LP). À gauche, face abaxiale ; à droite, face adaxiale ; p, plis ; e, épaississements des parois anticlinales.

baumanii.

2. Épiderme adaxial à parois cellulaires rectilignes ou très peu ondulées (sub-rectilignes) ; épiderme abaxial à parois cellulaires échancrées, avec des échancrures irrégulières en V et/ou en U (Fig. 10E-H) — *C. chilense, C. andicola, C. microcarpum, C. multifidum, C. ambrosioides, C. pumilio, C. carinatum.*

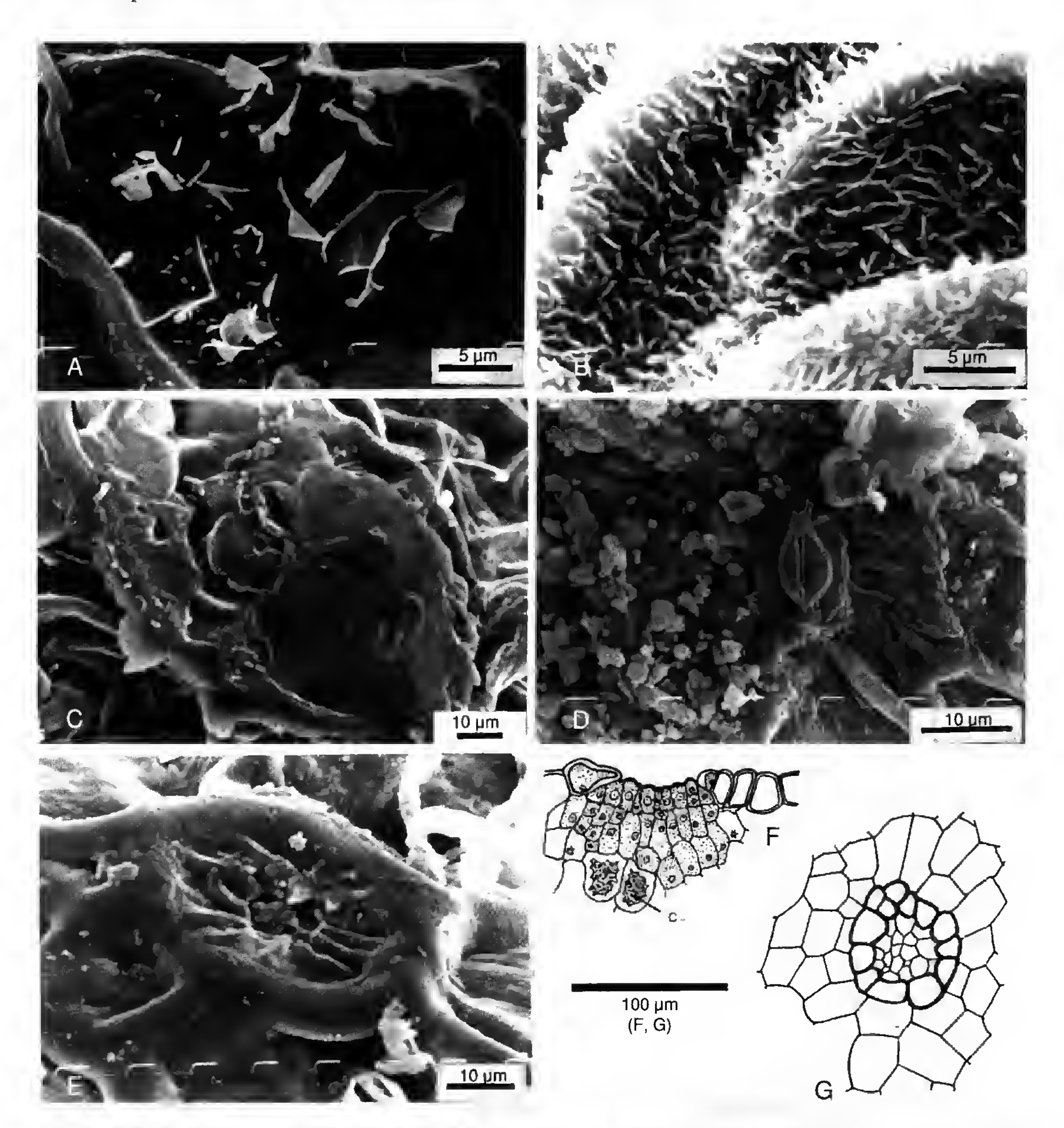


Fig. 11. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, cire épicuticulaire et surfaces glandulaires mucilagènes : A-D : cire épicuticulaire au MeB ; **A**, en filaments et en écailles grandes et éparpillées chez *C. burkartii* (*Hunziker 8393*, GPAE) ; **B**, en petites écailles chez *C. microcarpum* (*D'Urville s.n.*, P) ; **C**, en plaques chez *C. venturi* (*Descole 1446*, LIL) ; **D**, en granules chez *C. chilense* (*Zollner 1257*, GPAE). — E-G : Surfaces glandulaires mucilagènes ; **E**, au MeB chez *C. sooanum* (*Cabrera 9034*, LP) ; **F**, coupe transversale chez *C. chilense* (*Simón 25*, LP) ; **G**, vue superficielle chez *C. oblanceolatum* (*Simón 18*, LP). En noir, parois lignifiées ; en pointillé dans la coupe transversale, cellules impliquées dans le processus de formation de la structure glandulaire ; c, cristaux d'oxalate de calcium.

3. Épiderme adaxial à parois cellulaires rectilignes ; épiderme abaxial à parois cellulaires sub-rectilignes (Fig. 10I-P) — *C. sooanum, C. oblanceolatum, C. burkartii, C. retusum.*
4. Épiderme adaxial et épiderme abaxial à parois cellulaires rectilignes (Fig. 10Q-T) — *C. dunosum.*

D'une façon générale, l'épaisseur des parois anticlinales, plus importante dans l'épiderme adaxial que dans l'épiderme abaxial, est uniforme. Cependant, chez *C. burkartii* les parois anticlinales présentent des secteurs plus épais localisés aléatoirement, aussi bien dans l'épiderme adaxial que dans l'épiderme abaxial, et principalement dans les angles de contact de deux ou trois cellules (Fig. 10I,L). Ces épaississements différentiels réagissent positivement au rouge de ruthénium, ce qui indiquerait une concentration de substances pectiques. MARTINEZ (1995) les a observé en coupe transversale chez *Azorella ameghinoi* Speg. (Apiaceae). Les propriétés hydrophiles des substances pectiques permet de penser qu'elles seraient impliquées dans les mécanismes d'hydratation de la paroi cellulaire. Plusieurs auteurs (CARLQUIST 1956 ; CARR & CARR 1975 ; DAVIES & LEWIS 1981 ; POTGIETER & VAN WYK 1992 ; MACHADO & SAJO 1996) ont observé des protubérances pectiques dans les parois cellulaires d'espèces de différentes familles de Phanérogames. Une étude de l'ultra structure cellulaire des épidermes de *C. burkartii* permettrait de savoir s'il s'agit du même caractère.

En sections transversales. — L'épiderme, unistratifié et constitué par des cellules polygonales, peut être plan (*C. ambrosioides, C. burkartii, C. venturii*), mamelonné (*C. dunosum, C. mandonii, C. andicola, C. sooanum, C. chilense, C. oblanceolatum*) ou papilleux (*C. pumilio, C. carinatum, C. microcarpum, C. multifidum, C. haumanii, C. retusum*).

Valeur adaptative. — D'après STEBBINS (1976) les épidermes papilleux réfléchissent la radiation solaire en évitant le surchauffement foliaire.

CUTICULE

Le modèle cuticulaire présenté chez les espèces analysées s'accorde au schéma proposé par MARTIN & JUNIPER (1970). La membrane cuticulaire est donc formée, de l'extérieur vers l'intérieur, par :
— une couche cuticularisée externe composée par de la cutine et de la cire cuticulaire, sur laquelle se dépose la cire épicuticulaire ;
— une ou plusieurs couches cutinisées, constituées par de la cutine et de la cire cuticulaire incrustées dans un squelette de cellulose ;
— une couche pectique interne composée par des substances pectiques, en contact avec la paroi cellulaire (celle-ci constituée exclusivement par de la cellulose).

La cuticule se présente toujours ornée avec des ridules (Fig. 9C), des plis, des papilles, des spicules et des verrues (Fig. 9C,E). Les plis sont souvent orientés radialement autour des stomates (Fig. 9A-B) et des bases des poils ; dans les marges et sur les veines ils se disposent longitudinalement par rapport à l'axe majeur de la feuille. Ils sont particulièrement profonds et nombreux chez *C. sooanum* et *C. retusum.*

L'épaisseur cuticulaire, plus importante dans la face supérieure de la feuille, varie selon les espèces (Tableau 2). La plupart d'entre elles présentent une cuticule épaisse (4-7 µm) au moins d'un côté foliaire (épiderme adaxial). Elle est mince (< 4 µm) chez *C. carinatum, C. pumilio* et *C. dunosum.* Les valeurs exposées dans le Tableau 2 représentent la moyenne de 30 mesures effectuées par spécimen ; (2)-5 spécimens de chaque espèce (selon disponibilité de matériel) ont été analysés.

Valeur adaptative. — Une cuticule épaisse et pliée est un mécanisme effectif pour réduire la transpiration (HABERLANDT 1965). Les plis contribueraient aussi à la réflexion de la radiation ultraviolette (BÖCHER 1979). Le fait qu'ils soient souvent orientés radialement autour de la base des poils et des stomates (Fig. 9A-B) suggère qu'ils doivent jouer aussi un rôle important dans la rétention et la conduction de l'eau sur la surface foliaire. Selon PYYKKÖ (1966), un ensemble cuticule-paroi cellulaire d'épaisseur importante protégerait contre les effets mécaniques du vent ; pour HABERLANDT (1965) il pourrait agir en tant que tissu de soutien en réduisant le risque de collapsus en cas de stress hydrique.

TABLEAU 2. — Caractères cuticulaires.

S	SST	ESPÈCES	HAB	E/H	PAR. CELL. C. PECTIQ. (µm)	COUCHES CUTINISÉES (µm)	COUCHE CUTICUL. (µm)	TOTAL (µm)	CIRE ÉPICUTICULAIRE	ORNEMENTATIONS CUTICULAIRES
Bot.	*Bo.*	man	hms	E	2,0	2,5	0,9	5,4	granules	plis, papilles,
				H	1,2	1,5	0,6	3,3		spicules, verrues
ADENOIS	*Adenois*	ven	hms	E	2,4	1,6	0,8	4,8	plaques, granules	plis, papilles, spicules,
				H	1,5	1,3	0,7	3,5		verrues, ridules
		and	hms	E	2,2	2,8	1,2	6,2	plaques, granules	plis, papilles, spicules,
				H	1,7	2,3	1,1	5,1		verrues, ridules
		chi	hms	E	1,5	2,5	0,8	4,8	plaques, granules	plis, papilles, spicules,
				H	1,4	2,3	0,6	4,3		verrues, ridules
		obl	hmf	E	1,8	2,4	0,8	5,0	plaques, granules	plis, papilles, spicules,
				H	1,3	2,6	0,6	4,5		verrues, ridules
		soo	hmf	E	2,5	3,2	1,4	7,1	écailles grandes et éparpillées, globules	plis, papilles, spicules,
				H	2,2	2,4	0,9	5,5		verrues, ridules
		bur	pl	E	1,4	2,4	0,8	4,6	filaments et écailles grandes	plis, papilles, spicules,
				H	1,2	2,1	0,8	4,1	et éparpillées	verrues
		dun	pl	E	0,7	0,9	0,6	2,2	plaques, granules, globules	plis, papilles, spicules,
				H	0,4	0,6	0,5	1,5		verrues, ridules
		ret	pl	E	1,2	2,0	0,8	4,0	écailles grandes et éparpillées	plis, papilles, spicules,
				H	1,2	1,9	0,8	3,9		verrues, ridules
		amb	cos	E	0,6	0,85	0,6	2,05	granules et filaments	plis, papilles, spicules,
				H	0,35	0,5	0,3	1,15		verrues
	Rou-bie-va	mul	cos	E	1,5	2,0	0,75	4,25	granules	plis, papilles, spicules,
				H	0,75	0,85	0,5	2,1		verrues
		hau	pl	E	1,2	3,2	0,8	5,2	granules et filaments	plis, papilles, spicules,
				H	1,1	2,3	0,7	4,1		verrues
		mic	hms	E	1,5	2,5	0,8	4,8	plaques et petites	plis, papilles, spicules,
				H	1,6	2,0	0,4	4,0	écailles	verrues, ridules

ORT		pum	adv	E	0,8	1,0	0,6	2,4	granules	plis, papilles, spicules, verrues, ridules
				H	0,6	1,0	0,4	2,0		
		car	adv	E	0,6	1,0	0,4	2,0	granules	plis, papilles, spicules, verrues
				H	0,3	0,4	0,3	1,0		

S, Section ; Sst, Sous-section ; Hab, habitat ; E, face adaxiale ; H, face abaxiale ; Par. cell. c. pectiq., parois cellulaire + couche pectique ; couche cuticul, couche cuticularisée ; hms, haute montagne stricte ; hmf, haute montagne facultative ; pl, planitiaire ; cos, cosmopolite ; adv, adventice. Les espèces sont indiqués avec les trois premières lettres de leur épithète spécifique. *Bot.*, Sect. *Botryoides* ; *Bo.*, sous-section *Botrys* ; *ORT*, Sect. *Orthosporum*.

Cire épicuticulaire

Toutes les espèces étudiées présentent de la cire épicuticulaire déposée selon différents modèles (Amelunxen et al. 1967) : des granules (Fig. 9C, E ; 11D), des globules (Fig. 9E), des filaments (Fig. 11A), des plaques (Fig. 11C), des écailles grandes et éparpillées (Fig. 11A) ou petites et ordonnées suivant un dessin constant (Fig. 11B). — Tableau 2.

Valeur adaptative. — La cire épicuticulaire reflète la lumière solaire, ainsi le risque de surchauffement foliaire et la transpiration sont réduits.

Surfaces glandulaires mucilagènes

Dans une note récente (Simón 1997) j'ai décrit les surfaces glandulaires mucilagènes (Fig. 11E-G) que j'ai trouvées dans les espèces sud-américaines du genre *Chenopodium*. À ma connaissance, elles n'avaient pas été signalées pour aucune autre famille de Phanérogames.

Ces structures de petite taille (< 100 µm) se situent sur les deux faces foliaires, hors nervation et se présentent comme des dépressions plus ou moins circulaires. Leur aire centrale enfoncée correspond à une surface glandulaire constituée par des cellules sous-épidermiques (Fig. 11F). Elle est entourée par un nombre variable de cellules épidermiques lignifiées qui constituent leur rebord (Fig. 11E,G). Les cellules sous-épidermiques centrales sécrètent des mucilages de façon très active. Ceux-ci se déversent sur l'épiderme entourant la surface sécrétrice et se distribuent sur les stomates et les poils ; ils restent aussi accumulés en grande quantité sur la surface elle même. Au fur et à mesure que la surface glandulaire évolue, se produit la lignification des parois externes des cellules sécrétrices. À ce stade la sécrétion s'arrête mais la dépression subsiste.

Les surfaces sécrétrices mucilagènes se trouvent dans toutes les espèces analysées, elles sont particulièrement nombreuses dans les espèces cryophytes (*C. chilense*, *C. oblanceolatum*, *C. microcarpum*). Dans les feuilles jeunes ainsi que dans les adultes leur développement est asynchrone, c'est-à-dire que dans la même feuille peuvent coexister des glandes à différents stades de maturité. J'en déduis ainsi que la sécrétion de mucilages est un phénomène nécessaire que la feuille maintient toute sa vie.

Valeur adaptative. — Grâce à leurs propriétés physico-chimiques, les mucilages sont capables de retenir des quantités élevées d'eau. Ils permettraient de réduire considérablement l'évaporation et renforceraient l'action de maintien de l'humidité épidermique inhérente à la pilosité car tous les types de poils sont imprégnés de cette substance. Ceci permettrait à ces végétaux de résister à la sécheresse, qu'elle soit physique, causée par la pénurie d'eau, ou physiologique, entraînée par diverses causes qui rendent difficile l'absorption de l'eau (froid, salinité).

Mésophylle

La plupart des espèces présente un mésophylle à structure dorsiventrale typique constitué par du parenchyme palissadique à 1-3 couches cellulaires et du parenchyme lacuneux compact à 2-3 couches cellulaires, séparés l'un de l'autre par du

parenchyme translocateur moins compact à 2-3 couches cellulaires. Chez *C. retusum*, *C. sooanum*, *C. oblanceolatum*, *C. microcarpum* et *C. andicola*, le mésophylle est de type isolatéral. Il est constitué par 3-4 couches de parenchyme palissadique compact orienté vers la face dorsale de la feuille et 3-4 couches de parenchyme palissadique moins compact orienté vers la face ventrale ; les deux aires photosynthétiquement actives et avec de nombreux chloroplastes. Elles sont séparées par 2-3 couches de parenchyme translocateur, lacuneux et sans chloroplastes.

Quelle que soit la structure du mésophylle, les couches centrales du parenchyme translocateur présentent de grands idioblastes contenant des microcristaux d'oxalate et de silicate de calcium. Dans les feuilles qui vieillissent, cette accumulation de cristaux se produit aussi dans le parenchyme sous-épidermique de la face ventrale de la feuille.

ÉVOLUTION DES CARACTÈRES ADAPTATIFS

Parmi les caractères morphologiques analysés, les stomates montrent des stades évolutifs nets au niveau de l'espèce.

D'après GUYOT (1966) le type stomatique est un des caractères qui peut être utilisé efficacement lorsqu'on cherche à définir les relations phylogéniques entre des végétaux. Cet auteur a établi une corrélation entre les types stomatiques des Umbelliferae et les séries évolutives proposées par CERCEAU-LARRIVAL (1962) à partir de caractères polliniques de la même famille. Il conclut que l'évolution de l'appareil stomatique se ferait à partir du type anomocytique périgène vers les types anomocytique et anisocytique méso-périgènes et, à partir de ce dernier type, vers les types bycitiques mésogènes et vers le type anisocytique mésogène, ce dernier aboutissant au type tétracytique.

D'après GORENFLOT (1971) ce schéma est susceptible d'être appliqué à d'autres familles, tout en tenant compte que des genres parvenus à des degrés évolutifs supérieurs peuvent présenter des types stomatiques plus évolués. « Chacun de ses degrés ne serait pas tant caractérisé par le type stomatique le plus abondant, que par l'existence de types plus évolués, même s'ils sont représentés par un nombre assez faible de stomates ».

Si d'un point de vu phylogénique, le type stomatique le plus intéressant à considérer chez un taxon donné n'est pas forcément le type majoritaire mais le plus évolué, quelle que soit sa fréquence (GORENFLOT 1971), il en résulte qu'un traitement statistique n'apporterait aucune précision à cette étude, d'autant plus que les proportions des divers types de stomates varient en fonction de l'âge des feuilles (GUYOT 1966). En conséquence, les proportions des différents types stomatiques indiqués dans le Tableau 1 ont seulement une valeur indicatrice mais non évolutive.

Chenopodium venturii et *C. mandonii* ne présentent que le type anomocytique — apérigène et méso-périgène — réputé le plus primitif (CRONQUIST 1968 ; GUYOT 1966, 1972 ; BAAS 1974 ; DECAMPS 1976 ; SAADOUN & DECAMPS 1991). Ces espèces seraient primitives par rapport à celles qui ont développé d'autres types de stomates d'origine méso-périgène (*C. andicola*, *C. chilense*, *C. oblanceolatum*, *C. microcarpum*) et qui apparaissent, en proportion variable, mélangés aux anomocytiques. *Chenopodium ambrosioides*, *C. multfidum*, *C. haumanii*, *C. pumilio* et *C. carinatum* présentent des stomates anomocytiques mélangés à d'autres types méso-périgènes et une infime proportion de stomates paracytiques et/ou diacytiques mésogènes. Les plus évoluées seraient celles qui possèdent des stomates d'origine mésogène, quelle que soit leur proportion, mélangés à divers types de stomates d'origine méso-périgène hors des anomocytiques (*C. sooanum*, *C. burkartii*, *C. retusum*, *C. dunosum*). Parmi elles, *C. dunosum* est la seule à avoir des stomates cyclocytiques, ce qui la signalerait comme l'espèce la plus évoluée.

Cette distribution de types stomatiques chez les différentes espèces s'associe en général avec un modèle d'épiderme déterminé, la corrélation étant moins évidente avec les autres caractères analysés. Cependant, tandis que les stomates permettent une séparation nette entre les différents groupes d'espèces, les épidermes se comportent comme un caractère transitionnel. Aussi, le type stomatique a été considéré le caractère primordial et le type d'épiderme le subordonné. Ainsi, 7

groupes d'espèces sont clairement déterminés, les plus primitives étant celles du groupe 1 et la plus évoluée celle du groupe 7, monospécifique :

1. Stomates anomocytiques-épidermes du type 1 : *C. venturii*, *C. mandonii* ;
2. Stomates méso-périgènes (anomocytiques et autres)-épidermes du type 2 : *C. andicola*, *C. chilense*, *C. microcarpum* ;
3. Stomates méso-périgènes (anomocytiques et autres)-épidermes du type 3 : *C. oblanceolatum* ;
4. Stomates méso-périgènes (anomocytiques et autres) et paracytiques/diacytiques mésogènes-épidermes du type 1 : *C. haumanii* ;
5. Stomates méso-périgènes (anomocytiques et autres) et paracytiques/diacytiques mésogènes-épidermes du type 2 : *C. multifidum*, *C. ambrosioides*, *C. carinatum*, *C. pumilio* ;
6. Stomates méso-périgènes (non anomocytiques) et mésogènes (non cyclocytiques)-épidermes du type 3 : *C. sooanum*, *C. burkartii*, *C. retusum* ;
7. Stomates méso-périgènes (non anomocytiques) et mésogènes (dont cyclocytiques)-épiderme type 4 : *C. dunosum*.

La position des stomates et la morphologie de ses cellules de garde, en particulier leurs rebords cuticulaires, analysées d'un point de vue écophysiologique, ont permis de définir des niveaux évolutifs parmi les espèces étudiées. Le xéromorphisme étant l'état dérivé chez le subg. *Ambrosia* (SIMÓN 1995), les caractères à forte valeur adaptative ont été considérés comme les plus évolués.

La corrélation en présence-absence de ces 4 caractères a permis de disposer les espèces de la lignée *Ambrosia* (sect. *Adenois* subsect. *Adenois* et *Roubieva*) à différents niveaux évolutifs. Ainsi j'ai essayé d'établir un schéma phylétique de la lignée (Fig. 12) qui vient compléter celui proposé antérieurement (SIMÓN 1995) pour le subg. *Ambrosia*.

L'espèce la plus primitive serait *C. venturii* qui présente de grandes feuilles, une couverture pileuse très faible, des stomates anomocytiques, au niveau de l'épiderme ou saillants du type a, des épidermes plans et du type 1. À partir de cette espèce, nous pouvons esquisser le développement de 2 lignées évolutives assez proches l'une de l'autre constituant 2 groupes affines.

— Le groupe 1 (*C. chilense*, *C. burkartii*, *C. dunosum*) semble avoir développé des stomates dont les cellules de garde ne possèdent pas d'aires pectinées. L'épaisseur cuticulaire qui diminue en fonction inverse par rapport à la complexité de rebords cuticulaires des occlusives semble indiquer qu'un contrôle efficace de l'évaporation se produit au niveau des stomates. L'espèce la plus évoluée serait *C. dunosum* qui présente des stomates cyclocytiques mésogènes, saillants du type b, des occlusives du type 7, des épidermes du type 4, une cuticule mince et une couverture pileuse dense.

— Le groupe 2 (*C. andicola*, *C. oblanceolatum*, *C. retusum*, *C. sooanum*) défini par le mésophylle à caractère isolatéral, semble privilégier comme stratégie adaptative une cuticule très épaisse avec de nombreux plis profonds, l'enfoncement des stomates dans les épiphylles et une couverture pileuse très dense.

Le groupe dérivé (subsect. *Roubieva*), défini par le port prostré, la réduction des feuilles et des inflorescences et la protection des ovules et des graines (SIMÓN 1995), semble se détacher du groupe 2 au niveau de *C. andicola*. *Chenopodium microcarpum* apparaît comme l'espèce la moins évoluée. La présence d'un mésophylle à structure dorsiventrale (caractère primitif) chez *C. haumanii* et *C. multifidum* peut correspondre à une réversion de caractère associé à la réduction du port de la plante qui entraîne la position horizontale des feuilles.

Les espèces les moins évoluées de chaque groupe sont des montagnardes strictes, tandis que les plus évoluées sont des montagnardes facultatives ou des planitiaires. Ceci semble indiquer que les lignées sont originaires des montagnes et qu'elles auraient gagné les plaines. Il est fort probable que les anciennes populations des plaines aient disparu pendant les transgressions marines du quaternaire. Les régions basses auraient été repeuplées par de nouvelles souches d'origine montagnarde. Les phénomènes successifs de transgressions et de régressions marines (AB'SABER 1977) ont probablement isolé des populations de *Chenopodium*, favorisant ainsi une spéciation par dérive génétique dans des terrains à caractéristiques écologiques marquées par des sols à tendance sableux et salés.

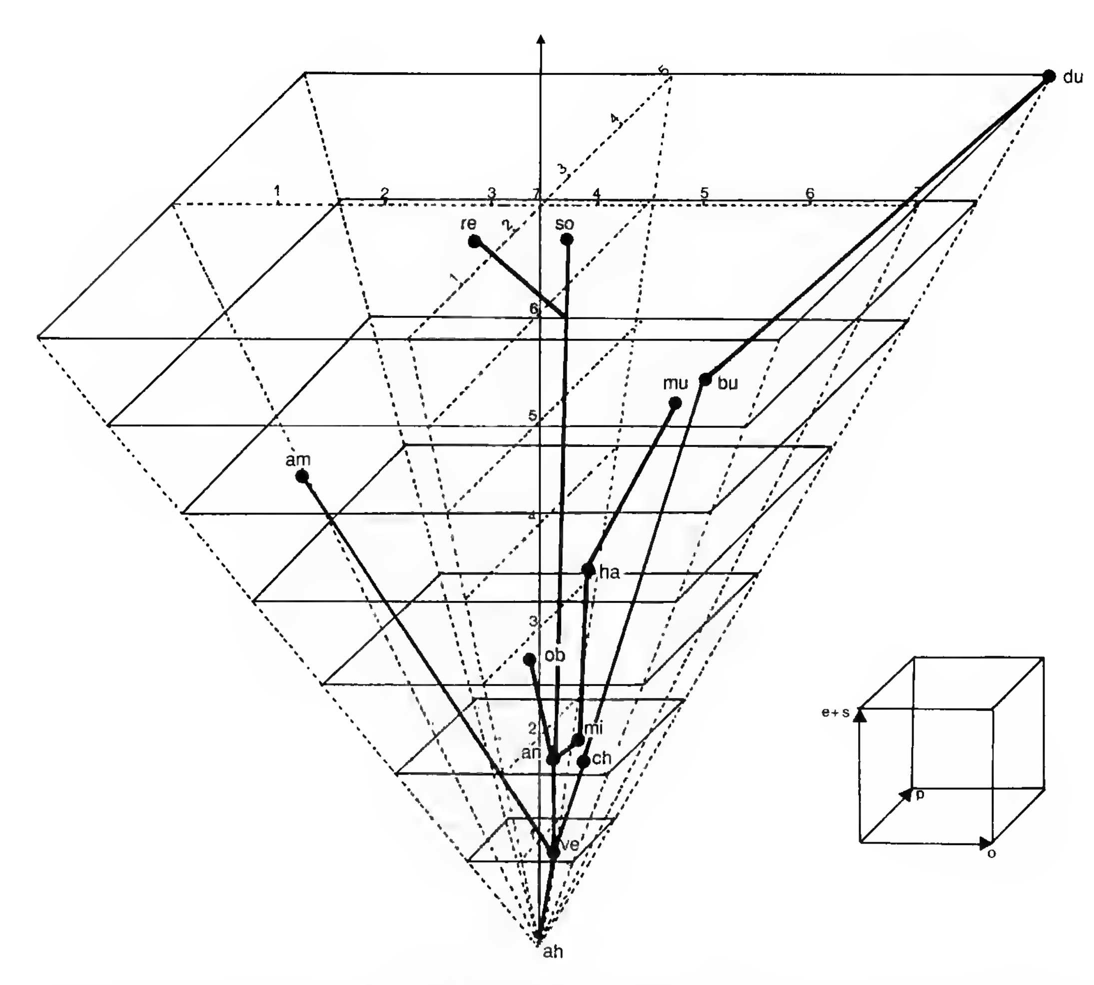


Fig. 12. — ***Chenopodium*** subg. ***Ambrosia***, schéma phylétique de *Chenopodium* sect. *Adenois* : e + s, type d'épiderme + type de stomates ; p, position des stomates ; o, type de cellules de garde ; ah, ancêtre hypothétique ; ve, *C. venturii* ; ch, *C. chilense* ; bu, *C. burkartii* ; du, *C. dunosum* ; an, *C. andicola* ; mi, *C. microcarpum* ; ha, *C. haumanii* ; mu, *C. multifidum* ; ob, *C. oblanceolatum* ; re, *C. retusum* ; so, *C. sooanum* ; am, *C. ambrosioides*.

Remerciements

Une grande partie de ce travail a été réalisée au Laboratoire d'Etudes d'Anatomie Végétale Évolutive et Systématique (L.E.A.V.E.S.) de l'Université de La Plata et au Laboratoire de Paléobotanique et Palynologie évolutives de l'Université Pierre et Marie Curie dont je remercie les membres qui m'ont aidée. Je tiens à remercier aussi le Dr. C. ROLLERI pour ses conseils et le Dr. C. SASTRE pour la lecture critique du manuscrit et ses nombreuses suggestions.

RÉFÉRENCES

AB'SABER A.N. 1977. — Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas* 3 : 1-19.

AMELUXEN F., MORGENROTH K. & PICKSAK T. 1967. — Untersuchungen an der Epidermis mit dem Stereoscan-Electronenmikroskop. *Z. Pflanzenphysiol.* 57 : 79-95.

AZIZIA D. & CUTLER D.F. 1982. — Anatomical, citological and phytochemical studies on *Phlomis* L. and *Eremostachys* Bunge (Labiatae). *Bot. J. Linn. Soc.* 85 : 249-281.

BAAS P. 1974. — Stomatal types in the Icacinaceae. Additional observations on genera outside Malaysia. *Acta Bot. Neerl.* 23 : 193-200.

BARANOVA M.A. 1972. — Systematic anatomy of the leaf epidermis in the Magnoliaceae and some related families. *Taxon* 21 : 447-469.

BELIN-DEPOUX M. 1986. — *Les hydathodes et les nectaires foliaires de plantes tropicales. Aspects morphologiques, ontogéniques et ultra structuraux.* Thèse de Doctorat d'État, Université Paris VI.
BÖCHER T.W. 1979. — Xeromorphic leaf types. *Biol. Skr.* 22 : 1-71.
CARLQUIST S. 1956. — On the occurence of intercellular pectic strands in Compositae. *Amer. J. Bot.* 43 : 425-429.
CAROLIN R.C. 1983. — The trichomes of the Chenopodiaceae and Amaranthaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 103 : 451-466.
CARR S.G. & CARR D.J. 1975. — Intercellular pectic strands in parenchyma ; studies of plant cells walls by scanning electron microscopy. *Austral. J. Bot.* 23 : 95-105.
CERCEAU-LARRIVAL M.T. 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Bot.* 14 : 1-166.
CRONQUIST A. 1968. — *The evolution and classification of flowering plants.* Houghton Mifflin, Boston.
DAVIES W.P. & LEWIS B.G. 1981. — Development of pectic projections on the surface of wound callus cells of *Daucus carota* L. *Ann. Bot. (London)* 47 : 409-413.
DECAMPS O. 1976. — *Ontogénèse des Renonculacées, essai d'utilisation de méthodes quantitatives.* Thèse Sc. Nat., Univ. Paul Sabatier, Toulouse.
DIZEO DE STRITTMATTER C. 1973. — Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15 : 126-129.
EHLERINGER J., MOONEY H., GULMON S. & RUNDEL P. 1981. — Parallel evolution of leaf pubescence in *Encelia* in coastal deserts of North and South America. *Oecologia* 49 : 38-41.
FAHN A. 1979. — *Secretory tissues in plants.* Academic Press, London.
FAHN A. 1986. — Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Ann. Bot. (London)* 57 : 631-637.
FAHN A. 1988. — Secretory tissues in vascular plants. *New Phytol.* 108 : 229-257.
FAHN A. & SHIMONY C. 1996. — Glandular trichomes of *Fagonia* L. (Zygophyllaceae) species : structure, development and secreted materials. *Ann. Bot. (London)* 77 : 25-34.
FOSTER A. — 1934. The use of tannic acid and iron chloride for staining cell walls in meristematic tissues. *Stain Technol.* 9 : 91-92.
FRYNS-CLAESSENS E. & VAN COTTHEM W. 1973. — A new classification of the ontogenetic types of stomata. *Bot. Rev. (London)* 39 : 71-138.
GATUSO S. & GATUSO M. 1987. — Ontogenia de pelos y estomas en *Chenopodium ambrosioides* L. (Chenopodiaceae). *Physis (Buenos Aires)* 45 : 85-92.
GORENFLOT R. 1971. — Intérêt taxonomique et phylogénique des caractères stomatiques (application à la tribu des Saxifragées). *Boissiera* 19 : 181-192.
GOTTSCHALL M. 1900. — Anatomisch systematische Untersuchung des Blattes der Melastomataceen aus der Tribus Miconieae. *Mém. Herb. Boissier* 19 : 1-177.
GURR E. 1965. — *The rational use of dyes in Biology.* Leonard Hill, London.
GUYOT M. 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. France* 113 : 244-273.
GUYOT M. 1972. — Types stomatiques et biogéographie du genre *Eryngium. Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr.* 422-424 : 113-126.
HABERLANDT G. 1965. — *Physiological plant anatomy.* Today & tomorrows book agency, New Dehli.
HUNZIKER A.T. 1955. — *Chenopodium carinatum* en la República Argentina. *Revista Argent. Agron.* 22 : 184-187.
HUNZIKER A.T. 1961. — *Chenopodium carinatum* en Misiones. *Kurtziana* 1 : 304.
HUNZIKER A.T. 1965. — *Chenopodium pumilio* en la República Argentina. *Kurtziana* 2 : 137.
JOHANSEN D. 1940. — *Plant microtechnique.* Mac Graw Hill Book Co. Inc. New York & London.
MACHADO S.R. & SAJO M.G. 1996. — Intercellular pectic protuberances in leaves of some *Xyris* species (Xyridaceae). *Canad. J. Bot.* 74 : 1539-1541.
MARTIN J. & JUNIPER B. 1970. — *The cuticles of plants.* Edward Arnold, London.
MARTINEZ S. 1995. — Caracteres foliares xeromorfos en *Azorella* (Apiaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 30 : 167-181.
METCALFE C.R. & CHALK L. 1957. — *Anatomy of the Dicotyledons.* Clarendon Press, Oxford.
METCALFE C.R. & CHALK L. 1979. — *Anatomy of the Dicotyledons*, 2nd ed., vol. 1. Clarendon Press, Oxford.
PEACOCK H. 1966. — *Elementary microtechnique*, 3rd ed. Edward Arnold Ltd., London.
POTGIETER M.J. & VAN WYK A.E. 1992. — Intercellular pectic protuberances in plants : their structure and taxonomic significance. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 33 : 295-316.
PYYKKÖ M. 1966. — The leaf anatomy of east patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3 : 453-622.
RAGONESE A.M. 1968. — *Guía de técnicas elementales en Anatomía Vegetal.* Cátedra de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía y Veterinaria. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
ROLLERI C., DEFERRARI A.M. & CICIARELLI M.M. 1987. — Epidermis y estomatogénesis en Marattiaceae (Marattiales-Eusporangiopsida). *Revista Mus. La Plata, secc. Bot.* 14 : 129-147.
SAADOUN N. & DECAMPS O. 1991. — A new stomatal type in Chenopodiaceae. *Pl. Syst. Evol.* 177 : 11-16.
SIMÓN L.E. 1987. — Morfología, distribución y valor diagnóstico de los pelos glandulares en especies de *Chenopodium* L. (Chenopodiaceae). *Revista Mus. La Plata, secc. Bot.* 21 : 99-110.
SIMÓN L.E. 1991. — *Caracteres epidérmicos foliares en*

la sistemática de las especies argentinas del género Chenopodium L. (Chenopodiaceae). Tesis Doctoral, Fac. de Cs. Ns., La Plata, Argentina (inédit.).

SIMÓN L.E. 1995. — Essai sur l'histoire paleobiogéographique du genre *Chenopodium* L. subg. *Ambrosia* A.J. Scott. *Biogéographica* 71 : 127-142.

SIMÓN L.E. 1996. — Notas sobre *Chenopodium* L. Subgénero *Ambrosia* A.J. Scott : 1. Taxonomía ; 2. Fitogeografía : áreas disyuntas. *Anal. Jardín Bot. Madrid* 54 : 137-148.

SIMÓN L.E.1997. — Morphologie, ontogénie et valeur adaptative des surfaces glandulaires mucilagènes dans le genre *Chenopodium* L. (Chenopodiaceae). *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, sér. 3, Sci. Vie 320 : 615-620.

SOLEREDER H. 1908. — *Systematic anatomy of the Dicotyledons* (Trad. L.A. Boodle & F.E. Fritsch), vol. 1. Clarendon Press, Oxford.

STACE C. 1965. — Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 4 : 3-78.

STACE C. 1966. — The use of epidermal characters in phylogenetic considerations. *New Phytol.* 65 : 304-318.

STEBBINS G. 1976. — *Flowering Plants : evolution above the species level.* Harvard University Press, Cambridge, Massachussets.

VENNING F. 1954. — *Manual of advanced plant microtechnique.* Wm. C. Brown Co. Publisher Dubuque, Iowa.

WERKER E., RAVID U. & PUTIEVSKY E. 1985. — Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the Labiatae. *Israel J. Bot.* 34 : 31-45.

WILKINSON H.P. 1979. — The plant surface (mainly leaf) in METCALFE C.R. & CHALK L. : *Anatomy of the Dicotyledons* 1 : 96-165. Clarendon Press, Oxford.

WILSON P. 1983. — A taxonomic revision of the tribe *Chenopodieae* (Chenopodiaceae) in Australia. *Nuytsia* 4 : 135-262.

WURDACK J.J. 1986. — Atlas of hairs for neotropical Melastomataceae. *Smithsonian Contr. Bot.* 63 : 1-80.

Manuscrit reçu le 15 mai 1997 ;
version révisée acceptée le 22 septembre 1997.

Lotus roudairei Bonnet and taxonomic relationships between African and North American species of the tribe Loteae (Papilionaceae)

Tatjana E. KRAMINA
Higher Plants Department, Biological Faculty,
Moscow State University, 119899 Moscow, Russia.
tanya@florin.ru

Dmitry D. SOKOLOFF
Higher Plants Department, Biological Faculty,
Moscow State University, 119899 Moscow, Russia.
sokoloff@dds.srcc.msu.su

KEY WORDS
Lotus roudairei,
Papilionaceae,
Loteae,
Africa,
N America.

ABSTRACT
A comparative analysis of morphological features in NW African *Lotus roudairei*, N American *Lotus* sect. *Simpeteria*, and American *Lotus* sect. *Microlotus* (= gen. *Acmispon* s. str.) was carried out. According to the data obtained, these three taxa seemed not to form the distinct genus or subgenus *Acmispon* sensu P. LASSEN (1986). A new section *Pseudosimpeteria* with a single species, *L. roudairei*, is described within the Old World *Lotus* subgen. *Lotus*. The relationships between Old World and New World Loteae are briefly discussed.

MOTS CLÉS
Lotus roudairei,
Papilionaceae,
Loteae,
Afrique,
N Amérique.

RÉSUMÉ
Une analyse morphologique comparative de *Lotus roudairei* nord-ouest-africain, *Lotus* sect. *Simpeteria* nord-américain et *Lotus* sect. *Microlotus* (= gen. *Acmispon* s. str.) américain a été réalisée. En partant des données obtenues, il apparaît que ces 3 taxons ne peuvent pas former un genre (ou sous-genre) particulier, *Acmispon* sensu P. LASSEN (1986). Une section nouvelle *Pseudosimpeteria*, avec une seule espèce *L. roudairei*, est décrite dans le genre *Lotus* subgen. *Lotus*, répandu dans l'Ancien Monde. Les relations entre les Loteae de l'Ancien Monde et ceux du Nouveau Monde sont brièvement discutées.

INTRODUCTION

The taxonomic boundaries of the genus *Lotus* remain one of the most complicated issues in the intergeneric delimitation of the tribe Loteae. In a broad sense, the genus comprises, according to different views, from 100 species (POLHILL 1981) to 176 species (KIRKBRIDE 1994) on all continents except the Antarctic. The majority of species occur in the Mediterranean region, Macaronesia, and in the western part of North America, especially in California. All native North-American species of Loteae belong to the genus *Lotus* in the broadest sense.

A number of authors disagree with the broad concept of the genus *Lotus* and tend to break it up into several separate genera. In particular, the taxonomic position of North-American species has been disputed. The review of the discussion was presented by OTTLEY (1923) and CALLEN (1959). OTTLEY (1923) recognized four main approaches to the taxonomy of N American Loteae.

1. All N American species should be included in the Old World genus *Lotus*.
2. All N American species should be treated as a distinct genus *Hosackia* Dougl. ex Benth.
3. American species should be excluded from *Lotus* of the Old World and segregated into several genera: *Hosackia*, *Acmispon* Raf., *Syrmatium* Vogel, and *Anisolotus* Bernh.
4. The genus *Hosackia* should include the majority of American species, whereas remaining species should be left within the Old World genus *Lotus*.

OTTLEY (1923) accepted a broad concept of the genus *Lotus* and recognized three subgenera in America: subgen. *Hosackia* Ottley (syn. gen. *Hosackia* Dougl. ex Benth. s. str.), subgen. *Acmispon* Ottley (syn. gen. *Acmispon* Raf., gen. *Anisolotus* Bernh.), and subgen. *Syrmatium* Ottley (syn. gen. *Syrmatium* Vogel). Species of the first subgenus have membranaceous or foliaceous stipules, while in the remaining two subgenera they are glandular. Subgen. *Syrmatium* differs from subgen. *Hosackia* and subgen. *Acmispon* by the indehiscent fruits. Later OTTLEY (1944) recognized two sections—*Microlotus* Benth. and *Simpeteria* Ottley—in subgen. *Acmispon*.

Generally, the native N American species of *Lotus* s.l. are distributed from Mexico to S Canada and from the Atlantic to Pacific coasts; the only native S American species occurs in Chile. The section *Simpeteria* contains 2-3 annual and 10 perennial species in the SW part of U.S.A. (Arizona, California, Colorado, Nevada, New Mexico, Texas, Utah), and in Mexico, south to Veracruz and Puebla. The species tend to be geographically separated from each other, e.g. two endemic species occur in Mexico, one in Nevada, and one in Arizona. The center of diversity of sect. *Simpeteria* is located in Mexico and Arizona. The section *Microlotus* contains about 8 annual species primarily in Western N America (British Columbia, Washington, Oregon, California, Arizona, New Mexico, and Mexico). One species, *L. subpinnatus* Lag., is however, restricted to Chile, and one species, *L. unifoliolatus* (Hook.) Benth. has a wide area of distribution, extending from Mexico, Texas and Arkansas to British Columbia and Manitoba, and from the Pacific coast to North and South Carolina. In contrast with sect. *Simpeteria*, sect. *Microlotus* has a center of diversity in California, and all the species reported for United States occur also in California. Even the Chilean *L. subpinnatus* is very close to *L. wrangelianus* Fisch. & Mey. from California, and sometimes the two species are merged. The members of subgenera *Hosackia* and *Syrmatium*, which are not the subject of this paper, occur in Western N America, from British Columbia and Idaho to Mexico.

According to GILLETT (1958), only one insignificant trait separates Old World *Lotus* species from American Loteae, viz. leaf morphology. Old World species have five leaflets, with the lower pair (of which one leaflet is occasionally absent) situated at the base of the rachis, simulating foliaceous stipules, very close to the true stipules which, if present, are reduced to glands. Less often, they have three leaflets, with petiolules but without petiole or rachis. American species have three leaflets with a definite petiole or rachis, or 4-19 leaflets, pinnately arranged, often alternate, the lowest one situated above the base of the rachis and well separated from the glandular or

membranaceous stipules. GILLETT (1958) noted that "even this definition fails for *L. roudairei* Bonnet from Morocco which has up to 6 alternately pinnate leaflets, the lowest well above the base of the rachis and separated from the glandular stipules just as in *Hosackia*" (p. 363). COSSON named this species "*L. hosackioides*" (in herb.) thus implying a similarity to American species. BONNET (1893), describing *L. roudairei* in accordance with the rules of botanical nomenclature, also compared it with North American *Hosackia*. The species is distributed in the W of N Africa (Morocco, Algeria, and Tunisia), and in adjacent parts of Tropical Africa.

MAIRE et al. (1935) described a new species, *L. simonae* Maire, Weiller & Wilczek from the SE foothills of the Anti-Atlas mountains in Morocco and included it, along with *L. roudairei*, in the proposed new section *Stipulati* Maire, Weiller & Wilczek. Recognition of sect. *Stipulati* was based on a single feature, the presence of true stipules reduced to small dark glands. MONOD (1980) justly noted that not only *L. simonae* and *L. roudairei*, but a number of Old World *Lotus* species, demonstrated glandular stipules, and therefore rejected the sect. *Stipulati*. According to LASSEN (1986), *L. simonae* and *L. roudairei* have nothing in common except the structure of the stipules; in floral and vegetative characters *L. simonae* is a true *Lotus*. LASSEN (1986, 1989) accepted at least two genera of N American Loteae, namely *Hosackia* and *Acmispon*. He recognized sect. *Simpeteria* within the genus *Acmispon* in accordance with OTTLEY's classification, where the section was included in subgen. *Acmispon*. LASSEN (1986) transferred *L. roudairei* to *Acmispon* sect. *Simpeteria* (Ottley) Lassen making a new combination, *Acmispon roudairei* (Bonnet) Lassen. Since sect. *Stipulati* had been described earlier than sect. *Simpeteria*, he selected *L. simonae* as lectotype of sect. *Stipulati* so that the latter name would not interfere with OTTLEY's epithet[1].

The name "*Acmispon roudairei*" is accepted by LOCK (1989) and by GREUTER et al. (1989). On the other hand, LEBRUN & STORK (1992) and KIRKBRIDE (1994) again place the species in the genus *Lotus*; it is not clear however whether these authors include *L. roudairei* in sect. *Simpeteria*.

MATERIAL AND METHODS

The work is based on the study of herbarium specimens from herbaria LE, MHA, and P. The following American species were studied: sect. *Simpeteria*: *L. argyraeus* (Greene) Greene, *L. grandiflorus* (Benth.) Greene, *L. greenei* Ottley, *L. mearnsii* (Britton) Greene, *L. oroboides* (Humboldt, Bonpland & Kunth) Ottley, *L. rigidus* (Benth.) Greene, *L. strigosus* (Nuttal ex Torrey & A. Gray) Greene, *L. tomentellus* Greene, *L. utahensis* Ottley, *L. wrightii* (A. Gray) Greene; sect. *Microlotus*: *L. denticulatus* (Drew) Greene, *L. humistratus* Greene, *L. micranthus* Benth., *L. salsuginosus* Greene, *L. subpinnatus* Lag., *L. unifoliolatus* (Hook.) Benth. [*L. purshianus* (Benth.) Clements & Clements], *L. wrangelianus* Fisch. & Mey.

For the study of floral morphology flowers were placed for two days into a mixture of equal parts of glycerin, ethyl alcohol and water, and then dissected. For the study of ovule arrangement and orientation additional material was used, namely the herbarium specimens from MW, and flowers of *L. corniculatus* L., *L. krylovii* Schischk. & Serg., *L. ucrainicus* Klok., fixed in 70% ethyl alcohol in the field from several locations in European Russia, Ukraine, and Kazakhstan.

RESULTS AND DISCUSSION

A comparative morphological study of *Lotus roudairei* and New World Loteae does not support the conclusion of LASSEN (1986), that *L. roudairei* belongs to the N American sect. *Simpeteria*.

OTTLEY (1944) gave a short and clear diagnosis of sect. *Simpeteria*: "Herbae vel suffrutices; carina obtusa, quam alis breviore; vexillo sine ungue; stilo sub stigmate circumcirca barbato". Accord-

1. LASSEN also reported, that he had studied the lectotype of *L. simonae* in MPU. Lectotypification is, however, not needed, because the type specimen exists ("[Morocco, prov. Tatta.] In alveo lapidoso amnis Bouzezza ad septentr. oasis Tatta ad radices meridionales Anti Atlantis. 730 m. 3 apr. 1934. Maire et Wilczek.", P!).

TABLE 1.—The main differences between *Lotus roudairei* Bonnet, *Lotus* sect. *Microlotus* Benth., and *Lotus* sect. *Simpeteria* Ottley.

Characters	*Microlotus*	*Simpeteria*	*L. roudairei*
Can be annuals	Yes	Yes	No
Can be perennials	No	Yes	Yes
Corolla asymmetrical; wings and keel turned to the one side and obliquely oriented in relation to standard	No	Yes	No
Standard blade abruptly clawed	Yes	No	Yes
Wings conspicuously longer than the keel	No	Yes	No
Ovules*: micropylae ..	inferae	alternantes	alternantes
Stylodium with a collar of spreading hairs below the stigma	No	Yes	No
Pollen grains: number of apertures**	4	4-7	3
Geographical distribution	America	America	Africa

* Micropyle infera means that the ovule has the micropyle oriented towards the proximal end of the ovary; micropyle supera means that micropyle is oriented towards the distal end of the ovary. Micropylae alternantes means that the ovules are alternately oriented in the ovary, i.e. the micropylae of two nearest ovules are oriented in the opposite directions (see TIKHOMIROV & SOKOLOFF 1997). This important character was first used in the taxonomy of Loteae by LASSEN (1989). He demonstrated that the genus *Hippocrepis* differed in this feature from *Coronilla* and *Securigera*. All Old World *Lotus* species seemed to have micropylae alternantes (TIKHOMIROV & SOKOLOFF 1997).

** According to CROMPTON & GRANT (1993) and DIEZ & FERGUSON (1994).

ing to our data, *Lotus roudairei* has neither an obtuse keel, nor long wings, nor a standard blade with indistinct claw, nor a stylodium with a collar of spreading hairs below the stigma. *L. roudairei* is indeed a perennial herb but this fact alone does not seem to be a sufficient reason to transfer this species to sect. *Simpeteria*, because this section, as well as the Old World *Lotus* species, comprises both annual and perennial plants.

The main differences between sect. *Simpeteria*, sect. *Microlotus* and *L. roudairei* are summarized in Table 1. *Lotus roudairei* differs as much from both sect. *Simpeteria* and sect. *Microlotus* as these sections differ from each other, therefore, we believe that *L. roudairei* should be accepted as a member of a monotypic new section, *Pseudosimpeteria*. The name "*Stipulati*" cannot be used, because *Lotus* sect. *Stipulati* is lectotypified by *L. simonae* (see above).

It is difficult to include all 3 sections under discussion (*Simpeteria*, *Microlotus*, and *Pseudosimpeteria*) in the genus, or subgenus, *Acmispon*. Moreover, we are unable to indicate any diagnostic character of a group formed by these 3 sections. In particular, leaf morphology cannot be used as such a diagnostic feature. The definition by GILLETT (1958, see above) appears deficient not only for *L. roudairei* but also for some other species. There are several species in sect. *Simpeteria* with sessile palmately compound leaves (*L. utahensis* Ottley, *L. wrightii* (A. Gray) Greene). Their leaves do not display any significant difference from those of some species of *Lotus* and *Dorycnium* (such as *Dorycnium pentaphyllum* Scop. or *Lotus polyphyllus* Clarke) (see OTTLEY 1924, 1944). On the other hand, LASSEN (1986) himself transfered the N African species *Benedictiella benoistii* Maire with 7-9-pinnately compound leaves into the genus *Lotus* and considered it a member of sect. *Heinekenia* Webb. & Berth., which comprises several species with leaves typical for Old World *Lotus* species.

We believe that *L. roudairei* demonstrates the characters of Old World *Lotus* subgen. *Lotus* (= subgen. *Edentolotus* Brand). When BRAND (1898) recognized sections in this subgenus he attached a significant importance to leaf structu-

re to distinguish sect. *Ononidium* Boiss. (leaves sessile, 3-foliolate) and sect. *Quadrifolium* Brand (leaves sessile, of 4 leaflets, 3 of them attached to the top of rachis) from sect. *Xantholotus* Brand and sect. *Erythrolotus* Brand (leaves sessile, 5-foliolate with distinct rachis). Thus, we include the section *Pseudosimpeteria* with leaves pinnately compound and distinct petiole, in *Lotus* subgen. *Lotus*.

In addition to unusual leaf structure, *L. roudairei* differs from the majority of species of subgen. *Lotus* (including *L. simonae*) by the arrangement of flowers.

Lotus roudairei has very short peduncles in the axils of foliage leaves (i.e. leaves with distinct blades). Each peduncle bears two dark glands, each close by other, and a single flower. These dark glands are very similar to the stipules of foliage leaves. The subtending leaves of flowers[2] represented in *Lotus* (as well as in a number of other Loteae[3]) by the leaves without a blade, corresponding in morphology to the stipules of foliage leaves. Sometimes subtending leaves of flowers consisting of two almost free stipules may be observed. The structure of the inflorescence in *L. roudairei* may be treated in 3 different ways according to the discussed data.

1. The foliage leaf has in the axil a shoot with two aggregated (subopposite) leaves, each reduced to one dark gland. One of the leaves (reduced to glands) subtends a flower (Fig. 1A). This structure can arise from the typical case for the genus *Lotus* where an axillary head occurs possessing at the base a foliage leaf without any flower in the axil. The number of flowers then becomes reduced to 1, and the blade of the foliage leaf is lost.

2. The foliage leaf has in the axil a shoot with a single leaf, namely that subtending the flower. This subtending leaf of the flower is represented by two free stipules (Fig. 1B). This structure can arise from the case typical for the genus *Coronilla* and its closest allies where an axillary head occurs without any foliage leaf on the peduncle. The number of flowers then becomes reduced to 1.

3. The flower with two bracteoles is situated in the axil of a foliage leaf (Fig. 1C). Bracteoles are found in a few Loteae species unrelated to each other (e.g. *Hammatolobium lotoides* Fenzl.-Tikhomirov, SOKOLOFF 1996, *Lotus strictus* Fisch. & Mey.). Flowers situated in the axils of foliage leaves were found in tribe Loteae only in *Dorycnium sanguineum* (VURAL & KIT TAN 1983).

The listed types of flower arrangement may be distinguished through the study of relative orientation of organs (see Fig. 1). A detailed study shows the inflorescence of *L. roudairei* to be in accordance with the first of the 3 types listed above. Therefore, the inflorescence of *L. roudairei*, being strongly reduced, possesses a typical flower arrangement for the genus *Lotus*. The unusual structure of the inflorescence does not prevent the inclusion of sect. *Pseudosimpeteria* into the subgen. *Lotus*, because the SW Asian and NE African sect. *Ononidium* is characterized by similar (and even more reduced) 1-flowered heads.

The only character distinguishing *L. roudairei* from all Old World species of *Lotus* s.l. [except for Himalayan *Podolotus hosackioides* Benth. = *Lotus hosackioides* (Benth.) Ali] is revealed by DÍEZ & FERGUSON (1994). *Lotus roudairei* has pollen grains with endoapertures 5-9 × 10-14 mm, while in remaining species they are 1-5 × 3-10 mm. We believe however, that this character is insufficient evidence for recognizing *L. roudairei* as a member of a separate monotypic subgenus. On the other hand, an important difference was found between *L. roudairei* and the American species of sections *Simpeteria* and *Microlotus* in the number of apertures (Table 1). *Lotus roudairei*, as well as all Old World *Lotus* species, has 3 apertures (DÍEZ & FERGUSON 1994), while in sect. *Microlotus* and sect. *Simpeteria* pollen gains are tetra- or stephanocolporate (CROMPTON & GRANT 1993; DÍEZ & FERGUSON 1994).

2. i.e. the leaves bearing flowers in their axils. We do not use the term "bract" because the foliage leaf on the peduncle of *Lotus* and *Anthyllis* is often incorrectly regarded as a bract. Really, the foliage leaf on the peduncle bears no flower in the axil and cannot be treated as a bract.

3. The exceptions are *Cytisopsis pseudocytisus* (Boiss.) Fertig and *Dorycnium sanguineum* Vural. In both species the distinct stipules are absent. The subtending leaves of flowers are broad scales in *C. pseudocytisus*, and leaves with entire green blade in *D. sanguineum* (VURAL & KIT TAN 1983; SOKOLOFF 1997).

Lotus sect. **Pseudosimpeteria** Kramina & D.D. Sokoloff, **sect. nov.** (subgen. *Lotus*)

Lotus sect. *Eulotus* auct. non Ser., p.p.: Bonnet, J. Bot. (Morot) 7: 232 (1893).
Lotus sect. *Stipulati* Maire, Weiller & Wilczek, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 26: 121 (1935), p.p., excl. lectotypo.
Acmispon Raf. sect. *Simpeteria* (Ottley) Lassen, Willdenowia 16: 107 (1986), p. min. p., excl. typo, non *Lotus* sect. *Simpeteria* Ottley, Brittonia 5: 81 (1944).
Acmispon auct. non Raf.: Greuter, Burdet & Long, Med-Checklist, 4: 4 (1989); Lock, Legumes of Africa. A Check-list: 339 (1989).

Plantae perennes rhizomatis repentibus nullis, foliis breviter petiolatis 3-6-foliolatis. Rachis distincta foliolis plus minusve alternatim affixis. Stipulae parvae, sed bene conspicuae, carnosae, nigrae. Capitula uniflora pedunculis quam folia laminas ferentes multo brevioribus. Pedunculus apice par foliorum suboppositorum squamuliformium, carnosorum, nigrorum habens, quorum unum in axilla sua florem ferens. Bracteolae nullae. Calyx campanulatus. Petala lutea, vexillum glabrum unguiculatum, carina rotundato-curvata, acuta, vix brevior quam alae. Stylodium sub stigmate glabrum. Ovula micropylis alternantibus. Fructus polyspermi, dehiscentes, glabri. Semina levia. Pollina 3-colporata.

A sect. Ononidio Boiss. *rachidi distincta, a sect.* Loto, Quadrifolio Brand, Lotea (Medik.) Ser., Stipulatis Maire, Weiller & Wilczek, Krokeria (Moench) Ser. *et* Erythroloto Brand *pedunculo folio laminam habente semper nullo, sed par foliorum squamuliformium floremque unicum ferente atque structura foliorum reliquorum, a* L. benoistii (Maire) Lassen *fructu dehiscente differt. A sect.* Microloto Benth. *ovulis micropylis alternantibus, pollinibus 3-colporatis habituque perenni, a sect.* Simpeteria Ottley *stylodio sub stigmate glabro, nec circumcirca barbato, carinae structura atque pollinibus 3-colporatis bene differt.*

Perennial herbs without creeping rhizome. Leaves shortly petiolate, with 3-6 leaflets. Rachis well developed, with more or less alternately attached leaflets. Stipules small, but conspicuous, fleshy, dark. Heads 1-flowered, with peduncles much shorter than foliage leaves. Peduncle bearing two small subopposite fleshy dark leaves, one of which subtends the flower. Bracteoles absent. Calyx campanulate. Petals yellow; standard glabrous, abruptly clawed; keel roundly curved, acute, slightly shorter than the wings. Stylodium below the stigma glabrous. Ovules with alternate micropylae. Fruit many-seeded, dehiscent, glabrous. Seeds smooth. Pollen grains with 3 apertures.

Sect. *Pseudosimpeteria* differs from sect. *Ononidium* Boiss. by the well developed rachis and from sections *Lotus*, *Quadrifolium* Brand, *Lotea* (Medik.) Ser., *Stipulati* Maire, Weiller & Wilczek, *Krokeria* (Moench) Ser. and *Erythrolotus* Brand by the foliage leaf morphology and by the single flowered peduncle always without a foliage leaf, but with two small fleshy subopposite leaves lacking a blade. Sect. *Pseudosimpeteria* can also be distinguished from *L. benoistii* (Maire) Lassen by the dehiscent fruit; from sect. *Microlotus* Benth. by alternate micropylae, pollen grains with 3 apertures, and the perennial habit; and from sect. *Simpeteria* Ottley by the stylodium without a collar of hairs below the stigma, the structure of the keel, wings, and standard, and pollen grains with 3 apertures.

TYPUS (et species unica).—*Lotus roudairei* Bonnet.

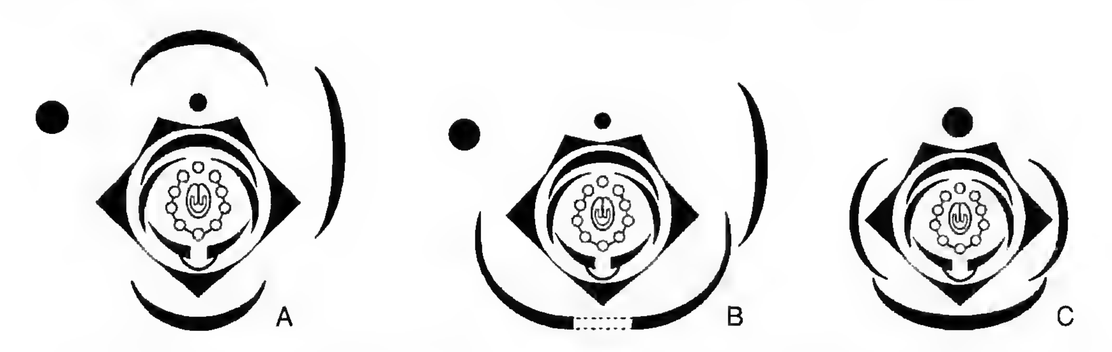


Fig. 1.—Diagrams of possible types of flower arrangement in ***Lotus roudairei***. Each diagram demonstrates structures situated in the axil of a single foliage leaf. A detailed study shows the inflorescence of *L. roudairei* to be in accordance with the diagram A. See also explanation in the text.

Lotus roudairei Bonnet

J. Bot. (Morot) 7: 232 (1893).—*Acmispon roudairei* (Bonnet) Lassen, Willdenowia 16: 108 (1986).—Lectotype (hic designatus): *Letourneux s.n.* [Regnum Tunetanum] "In lapidosis inter Aïn Kebirita et oued Chaba. 10 Junio 1884" (P!).
Lotus fruticulosus Coss., Bull. Soc. Bot. France 22: 57 (1875), nom. nud., non Desf.
Lotus hosackioides Coss., nom. in sched.

GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION.—North Africa (Tunisia, Algeria, Morocco) and North-Western part of Tropical Africa (Sahara).

Thus *L. roudairei* seems to be a true Old World *Lotus* and should not be considered as a "connecting link" between the N American and African Loteae. There is a second African species often thought to be closely related to N American species of *Lotus*: OTTLEY (1944) reported that "if it should be desirable to segregate the American species [of *Lotus*] that have indehiscent from those with dehiscent fruits, the logical procedure would be to unite them with the genus *Helminthocarpon*, and not to set them off in a genus by themselves". The correct name for *Helminthocarpon* A. Rich. is *Vermifrux* Gillett. The single species of *Vermifrux*, *V. abyssinica* (A. Rich.) Gillett, is restricted to E Africa and Yemen. *Vermifrux* is often considered as closely related to *Lotus* s.l. and is sometimes included in this genus (see for example POLHILL 1981). Detailed studies showed that the genus *Vermifrux* could neither be treated as being related to American *Lotus* species, nor to any other species of *Lotus* and should be merged with the monotypic W Mediterranean genus *Dorycnopsis* (TIKHOMIROV & SOKOLOFF 1997). Thus, we would conclude, that close relatives of N American taxa of Loteae are absent in African flora; they are absent also in Europe. We suggest, that neither subgenera nor sections comprising both native American and Mediterranean species can be distinguished within the genus *Lotus*. The New World *Lotus* species form several distinct groups that strongly differ from each other. They could be joined only within a very broad concept of the genus *Lotus* as POLHILL does (1981). In this case, it would perhaps be necessary to also include in *Lotus* a number of taxa that are now accepted as distinct, e.g. *Hammatolobium* Fenzl. and *Tripodion* Medik.

Acknowledgments
We are thankful to Prof. Dr. V.N. TIKHOMIROV and Dr. S.B. YAZVENKO for helpful discussion, to Prof. Dr. Ph. MORAT, Prof. G. AYMONIN, J.-C. JOLINON, and A.-M. BOUYER for their hospitality and assistance in D.D. SOKOLOFF's work in herbarium of Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, and to Dr. I.K. FERGUSON, Dr. W.F. GRANT, Dr. J.H. KIRKBRIDE, Jr. who sent us the copies of their papers.

REFERENCES

BONNET E. 1893.—Notes sur quelques plantes rares, nouvelles ou critiques de Tunisie (suite). *J. Bot. (Morot)* 7: 229-237.
BRAND A. 1898.—Monographie der Gattung *Lotus*. *Bot. Jahrb. Syst.* 25: 166-232.
CALLEN E.O. 1959.—Studies in the genus *Lotus* (Leguminosae). I. Limits and subdivisions of the genus. *Canad. J. Bot.* 37: 157-165.
CROMPTON C.W. & GRANT W.F. 1993.—Pollen morphology in Loteae (Leguminosae) with particular reference to the genus *Lotus* L. *Grana* 32: 129-153.
DÍEZ M.J. & FERGUSON I.K. 1994.—The pollen morphology of the tribes Loteae and Coronilleae (Papilionoideae: Leguminosae). 2, *Lotus* L. and related genera. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 81: 233-255.
GILLETT J.B. 1958.—*Lotus* in Africa south of the Sahara (excluding the Cape Verde islands and Socotra) and its distinction from Dorycnium. *Kew Bull.* 13: 362-381.
GREUTER W., BURDET H.M. & LONG G. 1989.—*Med-Checklist. A critical inventory of vascular plants of the circum-mediterranean countries.* 4. Genève, Berlin.
KIRKBRIDE J.H. Jr. 1994.—Taxonomic Circumscription of the Genus *Lotus* Linnaeus (Fabaceae, Loteae), Its Tribal Position, and Its Species: 11-15, in *Proc. 1 Intern. Lotus Symposium*. St. Louis.
LASSEN P. 1986.—*Acmispon roudairei, Lotus benoistii*, in GREUTER W. & RAUS Th. (eds.), Med-Checklist Notulae, 13. *Willdenowia* 16: 108, 111, 112.
LASSEN P. 1989.—A new delimitation of the genera *Coronilla, Hippocrepis*, and *Securigera* (Fabaceae). *Willdenowia* 19: 49-62.
LEBRUN J.-P. & STORK A.L. 1992.—*Énumération des Plantes à Fleurs d'Afrique Tropicale. 2. Lotus*: 101-102. Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève.
LOCK J.M. 1989.—*Legumes of Africa. A checklist.* Royal Botanic Gardens, Kew.
MAIRE R., WEILLER M. & WILCZEK E. 1935.—

Sertulum austro-maroccanum. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 26: 120-122.

MONOD Th. 1980.—Contribution a l'étude des *Lotus* (Papilionaceae) ouest-sahariens et macaronésiens. *Adansonia*, sér. 2, 19: 367-402.

OTTLEY A.M. 1923.—A revision of the Californian species of *Lotus*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 10: 189-305.

OTTLEY A.M. 1944.—The American Loti with special consideration of a proposed new section, *Simpeteria*. *Brittonia* 5: 81-123.

POLHILL R.M. 1981.—Loteae DC., Coronilleae (Adans.) Boiss: 371-375, in POLHILL R.M. & RAVEN P.H. (eds.), *Advances in Legume Systematics* 1. Kew.

SOKOLOFF D.D. 1997.—On the morphology of *Cytisopsis pseudocytisus* (Boiss.) Fertig and taxonomic position of this species in the tribe Loteae (Papilionaceae): 14. in *Abstr. 6th Conf. Young bot. in St. Petersburg*. St. Petersburg [in Russian].

TIKHOMIROV V.N. & SOKOLOFF D.D. 1996.—On the genera *Hammatolobium* Fenzl and *Tripodion* Medik. (Papilionaceae, Loteae s.l.). *Feddes Repert.* 107: 209-217.

TIKHOMIROV V.N. & SOKOLOFF D.D. 1997.—Taxonomic position of *Vermifrux abyssinica* (A. Rich.) Gillett and taxonomy of the tribe Loteae s.l. (Papilionaceae). *Feddes Repert.* 108: 335-344.

VURAL M. & KIT TAN 1983.—New taxa and records from Turkey. *Not. Roy. Bot. Gard. Edinb.* 41: 65-76.

Manuscript received 23 May 1997;
revised version accepted 25 July 1997.

Identité de *Sorindeia goudotii* (Anacardiaceae) de Madagascar

F.J. BRETELER
Herbarium Vadense,
Foulkesweg 37, 6703 BL Wageningen, Pays-Bas.
frans.breteler@algem.pt.wau.nl

MOTS CLÉS
Sorindeia,
Anacardiaceae,
Madagascar.

RÉSUMÉ
L'identité de *Sorindeia goudotii* est établie. Le nom, basé à l'origine sur un mélange de deux éléments appartenant à deux familles différentes, est lectotypifié et devient un synonyme de *S. madagascariensis* DC.

KEY WORDS
Sorindeia,
Anacardiaceae,
Madagascar.

ABSTRACT
The identity of *Sorindeia goudotii* Briq. is established. The name, originally based on a mixed collection of two elements belonging to different families, is lectotypified and becomes a synonym of *S. madagascariensis* DC.

Au cours des travaux préparatoires à une révision des Anacardiaceae pour la Flore du Gabon, les espèces d'Afrique continentales et de Madagascar de *Sorindeia* ont été comparées. Dans le traitement des Anacardiaceae pour la Flore de Madagascar par PERRIER DE LA BÂTHIE (1946), le genre *Sorindeia* comprend deux espèces : *S. madagascariensis* DC. et *S. goudotii* Briq. La distinction de ces deux espèces est basée sur le nombre d'étamines dans les fleurs mâles : 15-20 chez *S. madagascariensis*, 10 chez *S. goudotii*, et sur la pubescence des feuilles : entièrement glabres chez *S. madagascariensis*, avec des poils blancs, courts et apprimés chez *S. goudotii*. PERRIER DE LA BÂTHIE dit n'avoir pas vu le type de *S. goudotii* et n'avoir fait sa description que d'après la diagnose originale.

Lors d'une visite récente au Conservatoire et Jardin botaniques de Genève le type de *S. goudotii* de Madagascar, *Goudot s.n.*, sans localité, a été étudié. Le matériel présente deux éléments : l'un avec des boutons floraux et l'autre, bien séparé, avec des feuilles pennées.

D'après BRIQUET son espèce est « pentamère comme le *S. madagascariensis* DC., dont elle diffère absolument par la forme, l'indument et le mode de nervation des folioles ». Effectivement, mais pour qui connait un peu les feuilles de *Sorindeia* une différence de cette ampleur est pour le moins frappante.

L'examen des deux éléments qui constituent la récolte *Goudot s.n.* montre que les boutons floraux contiennent le même nombre d'étamines que chez *S. madagascariensis,* c'est-à-dire entre 15 et 20 et non pas 10 comme indiqué dans la diagnose originale, et qu'ils ne peuvent être distingués des boutons floraux de cette espèce. Quant aux feuilles, elles ont été identifiées par J. BOSSER à *Sophora tomentosa* L., une Papilionaceae !

Ceci conduit à établir la synonymie suivante :

Sorindeia madagascariensis DC.

Prodr. 2 : 80 (1825) ; Perrier de la Bâthie, Anacardiaceae in Humbert H., Flore de Madagascar et des Comores, 114e famille : 26 (1946).

Sorindeia goudotii Briquet, Ann. Cons. Jard. Bot. Genève 20 : 423 (1916-1919) ; Perrier de la Bâthie, l.c. : 30 (1946) ; *syn. nov.* — Type : *Goudot s.n.*, Madagascar, s.loc., p.p., l'élément avec des boutons floraux (lecto-, G, choisi ici).

Manuscrit reçu le 29 juillet 1997 ;
version révisée acceptée le 25 août 1997.

Revue bibliographique — *Reviews*

R. Keller. *Identification of tropical woody plants in the absence of flowers and fruits : a field guide.* Birkäuser Verlag, Basel, Boston & Berlin, 1 vol., 229 p. illust. (1996).

In tropical forest you quickly become aware that while the majority of plants have a similar overall vegetative design of stems, leaves and buds, many have distinctive pattern of growth or noticeable vegetative characters, such as large stipules, swollen pulvini, a particular manner of leaf folding or pattern of venation. Anyone looking at one of the standard books on plant families, like HEYWOOD or CRONQUIST, soon learns that it is not easy to find out which families and genera show these particular characteristics. Until now, if the plant was not in flower, the only reliable way to find a name before looking in the herbarium has usually been to ask someone with a reputation as a good field botanist. This seems a remarkable situation in a science that relies so heavily on the publication of written descriptions for classification and identification.

KELLER's book thus aims to fill an important gap by presenting a means of identification for families of woody dicots in the absence of flowers and fruits throughout the tropics. Need for such a book seems considerable and includes botanists, ecologists and zoologists who need to name sterile plant material, and botany students learning to recognise families. It is primarily for use in the field since features such as architecture and bark will not be seen in the herbarium.

The book is in two parts. The first, which takes up about 125 pages, is a well set out key with an excellent illustrated glossary divided into 20 topics, covering heterophylly, climbing systems, ramification, architectural models, venation, indumentum, etc. The second part illusrrates the main or distinctive characters of the principal families and some of their genera, by means of a brief summary in words which is the legend to a series of line drawings. For a family or group of similar families, the text is about half a page with one page of drawings. The arrangement is rather curious as there are usually four sets of legends on two facing pages followed by four pages of figures, so that text and related illustration are not immediately adjacent. Out of 147 families of dicots listed, the text covers 93 which contain trees, shrubs or lianas, in a series of 49 sets of figures and legends. In addition there in an introductory section on how to use the book, a brief bibliography, an index to families and another to genera. I found the indices rather confusing as the first refers to topic numbers in the glossary and the second to page numbers. The price in the UK is about £40 and this seems exorbitant for a soft bound field guide. At this price who is going to want to take it into the forest where it is likely to be rained on, dropped in leaf litter and crawled over by ants?

If this book is so useful, and I think it is, why have we had to wait so long for it? It does not seem more fundamentally difficult to produce or use than a key to families based primarily on floral structure, such as Thonner's (GEESINK et al. 1981). Perhaps the long wait has had more to do with the politics of plant systematics, where specialisation in a family in the herbarium has been accorded more kudos than field biology. Perhaps many of those with the field knowledge to try to write or contribute to a key such as this have given greater emphasis to doing their field work than to publication.

So how far has Keller succeeded in his aim? The real test of the key must be in the field and I have not yet had the chance to try it out. The book clearly does not set out to be comprehensive. For the family I am currently working on, the Cunoniaceae, several tropical genera are cited but not all. KELLER does not, for instance, mention that for *Lamanonia*, there are four stipules per node rather than the usual two, that in *Geissois*,

the stipules are axillary not interpetiolar, not that in *Acsmithia*, as well as *Pancheria*, the leaves are in whorls. Thus the book does have limitations, even for a relatively small, insignificant family. However, this book is an excellent beginning. I think it will fulfil two roles, through its stated aim as a field guide to the identification of sterile plant material and by encouraging specialists to take a greater interest in studying and presenting their data on the vegetative morphology of their groups. I hope we can look forward to future, enlarged editions (at a lower price please).

CRONQUIST A. 1981.—*An integrated system of classification of flowering plants.* Colombia University Press, New York.

GEESINK R., LEEUWENBERG A.J.M., RIDSDALE C.E. & VELDKAMP J.F. 1981.—*Thonner's analytical key to the families of flowering plants.* Leiden Botanical Series, vol. 5.

HEYWOOD V.H. (ed.) 1985.—*Flowering plants of the world.* Croom Helm, London.

H.C.F. HOPKINS

J.W.A. Ridder-Numan. *Historical Biogeography of the Southeast Asian genus Spatholobus (Legum.-Papilionoideae) and its allies.* Blumea Supplement 10, Rijksherbatium, Leiden, 144 p., 6 tabl., 69 fig. (1996).

Butea (2 espèces), *Meizotropis* (2 espèces) et *Spatholobus* (29 espèces) sont des genres de Leguminosae-Papilionoideae de l'Asie du sud-est continentale et de l'Archipel Malais occidental. *Spatholobus* est habituellement placé dans la tribu des Phaseoleae mais il semble également très proche du genre *Kunstleria*, membre de la tribu moins évoluée des Millettieae.

Le chapitre 2 (p. 7-64) est entièrement consacré à l'étude phylogénétique. Celle-ci porte sur 97 caractères (macromorphologiques, morphologie pollinique et anatomie foliaire) pour l'ensemble des 33 espèces de *Spatholobus* et des deux genres affins en utilisant le genre *Kunstleria* comme groupe externe. Le lecteur trouvera une analyse cladistique précise et minutieuse, tant dans la description des caractères que dans l'analyse des résultats ainsi que des considérations méthodologiques intéressantes.

Le chapitre 3 (p. 65-91) est constitué par une synthèse des connaissances actuelles sur la géologie historique de l'Asie du sud-est avec une attention particulière sur l'évolution de cette région à partir du Crétacé : tectonique des plaques, activité volcanique, climat et variation du niveau de la mer, et bien entendu fossiles connus de Légumineuses. La géologie fort complexe de cette région, au carrefour de quatre plaques tectoniques majeures, est discutée dans le texte, et surtout parfaitement synthétisée dans un tableau et clairement illustrée par de nombreuses cartes.

Dans le chapitre 4 (p. 93-135) l'analyse cladistique de *Spatholobus*, *Butea* et *Meizotropis* ainsi que les cladogrammes de trois autres genres (*Fordia*, Papilionoideae, *Genianthus*, Asclepiadaceae et *Xanthophytum*, Rubiaceae) sont utilisés pour construire un cladogramme général d'aire de distribution qui fournit des informations sur les modèles de spéciation (au moins pour les genres étudiés). Les 29 aires de distribution utilisées dans l'analyse, basées uniquement sur la distribution des espèces, coïncide largement avec les unités tectoniques identifiées par les géologues. Le cladogramme général des aires de distribution reflète probablement l'ouverture entre l'Asie continentale et la Péninsule et l'Archipel Malais. Les nombreuses cartes de la distribution et de la migration des ancêtres ainsi que des centres de spéciation des espèces actuelles permettent de suivre parfaitement les hypothèses historiques sur la biogéographie du genre *Spatholobus*, et mettent en évidence l'influence probablement prépondérante des variations du niveau de la mer. Durant les périodes de régressions marines le Plateau de Sundaland était sec et les migrations possibles vers l'Archipel Malais, alors que les transgressions favorisaient l'isolation et la spéciation.

Par sa réflexion méthodologique, la richesse et la précision de ses illustrations, J.W.A. RIDDER-NUMAN fournit dans cet ouvrage un modèle d'analyse de biogéographie historique, dans la tradition de l'école cladistique hollandaise de botanique. Cette recherche constituait l'essentiel de la thèse présentée par l'auteur à l'Université de

Leiden et réalisée dans le cadre d'un programme de recherche sur la biogéographie historique de la région Malaise au Riksherbarium.

J.-N. LABAT

J.-L. Vernet. *L'homme et la forêt méditerranéenne de la Préhistoire à nos jours*. Coll. des Hespérides, ed. Errance, Paris, 1 vol., 248 p., 102 fig., photos (1997).

Au travers des interprétations de recherches à partir des charbons de bois, J.-L. VERNET conduisait, sous forme d'un important colloque (1991) une mise au point majeure sur les anciens écosystèmes et le rôle de l'homme. Le présent ouvrage se veut une synthèse explicative et comparative, prenant en compte la diversité actuelle des phytocoenoses (en général grands types de formations) vis-à-vis d'une évolution historique approchée par l'anthracologie comme par d'autres méthodes (physiques ou biologiques) aboutissant à la mise en évidence de « phases » parallèles aux divisions plus classiques nées des investigations palynologiques. On peut ainsi proposer une chronoécologie de la forêt méditerranéenne, et tenter de définir des environnements anciens en Méditerranée (chap. 2, sur la base d'exemples allant des Causses à la Catalogne). Dans le chap. 3, l'Homme et le bois, des parallèles sont proposés entre tropiques et Europe, mais aussi une évaluation souvent critique des rapports homme/bois/charbons de bois (« image de la flore ligneuse », destinées des bois prélevés, etc.). Les divers sites exploités, toujours dans un périmètre sud-France/Espagne, permettent de définir à la fois des environnements paléolithiques et les plus anciennes traces de l'homme en pays de Sault (Pyrénées), puis de circonscrire des exemples de « néolithisation » en forêt méditerranéenne occidentale. Une analyse particulière (chap. 6) porte sur l'Espagne avant l'occupation romaine, et révèle déjà une « désertification » en particulier dans l'étage thermoméditerranéen de la province de Grenade (où, de nos jours, on cultive du sisal), désertification localisée, plus ou moins épisodique, avec intervention du feu, dans un système d'exploitation qui semble « en mosaïque ». Le chap. 7 est dédié à la Protohistoire, se concluant sur un essai d'approche synthétique des paysages basé sur l'exemple de la Valdaine (Drôme). Le chap. 8 (du Moyen-Âge à nos jours) repose tout autant sur les données historiques que sur les documents anthracologiques ou palynologiques, et confirme les effets des pressions anthropiques avec diminution ou extinction des ensembles mésophiles. Le repérage des forges et des charbonnières ouvre des perspectives instructives pour la connaissance de la moyenne montagne. Les exemples de la Costière du Gard et des Canaries montrent comment se façonnèrent les paysages végétaux actuels. Les illustrations variées donnent à cet ouvrage un attrait incontestable. Une large bibliographie oriente les recherches documentaires complémentaires. Nous ferons cependant une remarque par rapport au titre : en effet, la Méditerranée centrale et orientale apporterait sans doute d'autres éclairages sur le problème général ; des approches tel « The making of the Cretan landscape » (RACKHAM & MOODY 1996), parmi d'autres, seraient à prendre en compte pour une synthèse touchant les milieux terrestres de l'ensemble du Bassin méditerranéen. Le livre de J.-L. VERNET n'en est pas moins un exemple qui retient l'attention.

G.G. AYMONIN

R. Gorenflot. *Biologie végétale. Plantes supérieures : appareil reproducteur.* 4e édition. Masson, 278 p., nombreuses figures et photos (1997).

Cette 4e édition de l'ouvrage du Professeur GORENFLOT, paraissant sous une nouvelle présentation, est une magnifique réalisation pédagogique. Comparé aux éditions précédentes parues dans la collection des *Abrégés des sciences*, ce volume se remarque par une esthétique particulièrement réussie : le texte est plus aéré ce qui rend la lecture beaucoup plus aisée ; la typographie est variée ; l'utilisation de la couleur rouge pour les titres les plus importants est attrayante pour

l'œil ; les illustrations sont encadrées ; une seconde couleur (encore le rouge) a été introduite pour caractériser le sporophyte à 2n chromosomes et le différencier ainsi du gamétophyte à n chromosomes.

L'ouvrage, qui fait suite à un premier volume consacré à l'appareil végétatif, présente les notions essentielles sur la structure, le polymorphisme, la biologie et la phylogenèse de l'appareil reproducteur des Cormophytes ; le lecteur y trouvera aussi des idées générales qui l'inciteront à réfléchir sur certains grands problèmes de biologie végétale. Il est divisé en 12 chapitres.

Les deux premiers chapitres, très courts (p. 7 à 14), peuvent être considérés comme une introduction : ils font état des différences existant entre Thallophytes et Cormophytes et définissent les termes gamétophytes et sporophytes chez les Mousses et les Fougères. Les chapitres 3, 4 et 5 traitent de l'organisation de la fleur, de ses particularités morphologiques, du polymorphisme des pièces florales, du développement et de la nature de la fleur, et des divers types d'inflorescences. Les chapitres 6 et 7 sont consacrés à la diversité et au fonctionnement des spotophytes et gamétophytes des divers groupes constituant les Cormophytes (Ptéridophytes, Préspermaphytes, Spermaphytes, Bryophytes), et à la mise en évidence d'une involution progressive du gamétophyte femelle. Les chapitres 8 à 10 traitent successivement de la phylogenèse des organes reproducteurs, de la biologie de la reproduction, de la dissémination et des cycles de développement. Les deux derniers chapitres exposent les caractères généraux des grands groupes de Cormophytes, les grandes lignes de leur classification, leur origine et les principales tendances évolutives. L'ouvrage se termine par une conclusion, une liste de références bibliographiques, un glossaire des termes scientifiques utilisés et un index alphabétique des matières.

Depuis sa première parution en 1977, ce cours de botanique du Professeur GORENFLOT a été régulièrement remanié, complété et actualisé à l'occasion de chaque nouvelle édition. Il s'adresse avant tout aux étudiants des Universités et des grandes écoles, et aux enseignants du secondaire soucieux d'approfondir leurs connaissances dans le domaine de la biologie végétale. Mais il est aussi très utile aux phytotaxonomistes et plus généralement à tous ceux dont les travaux de recherche s'appuient sur les plantes supérieures. En cette fin du 20e siècle l'enseignement de la botanique générale n'est presque plus dispensé dans les Universités françaises et les étudiants en biologie végétale ne peuvent qu'apprécier d'avoir à leur disposition cet ouvrage de haut niveau dans lequel ils pourront puiser les informations morphologiques, anatomiques et biologiques nécessaires pour une bonne compréhension du fonctionnement du monde végétal. C'est incontestablement un excellent ouvrage pédagogique.

J. JÉRÉMIE

Instructions aux auteurs

Adansonia est une revue internationale de biologie végétale, consacrée à l'inventaire, l'analyse et l'interprétation de la biodiversité des Phanérogames. Elle publie des résultats originaux de recherches en botanique, particulièrement en systématique et domaines associés : morphologie, anatomie, biologie, écologie, phylogénie, biogéographie...

Les manuscrits, dont le nombre de pages n'est pas limité a priori, devront suivre rigoureusement les instructions aux auteurs et seront adressés à la rédaction :

Adansonia
Laboratoire de Phanérogamie
Muséum national d'Histoire naturelle
16 rue Buffon
F-75005 Paris
Tél. : (33) 01 40 79 33 53
Fax : (33) 01 40 79 33 42
e-mail : jeremie@mnhn.fr

Tout manuscrit non conforme aux instructions sera retourné pour mise au point. Chaque manuscrit sera évalué par au moins deux rapporteurs.

Instructions aux auteurs

Chaque manuscrit soumis (y compris les illustrations) doit être présenté en trois exemplaires au format A4, avec un double interligne et des marges d'au moins 3 cm ; chaque page sera numérotée. Les illustrations originales seront jointes au manuscrit définitif, ainsi qu'une disquette 3,5" de format Apple Macintoch ou compatible IBM, qui devra contenir également les tableaux (traitement de texte Word de préférence). Les auteurs devront respecter les règles du *Code International de Nomenclature Botanique*.

Format et structure

Les manuscrits, écrits en français ou en anglais, doivent être structurés comme suit :

- titre, si possible bref ; un titre courant doit être proposé ;
- nom(s) et prénom(s) de(s) auteur(s) suivis de leur(s) adresse(s) professionnelle(s) et, si possible, de l'adresse électronique ;
- résumés écrits en français et en anglais, suivis des mots clés et « key words » ;
- dans le texte courant, n'utiliser les italiques que pour les taxons de rangs génériques et infra-génériques ;
- dans le texte courant, les références aux auteurs seront en majuscules, ex. : DUPONT (2001), DUPONT (2001, 2002), (DUPONT 2001 ; DURAND & DUPONT 2002), DUPONT (2001 : 12), DURAND & DUPONT (2002, fig. 2) ;
- dans le texte courant, les références aux illustrations et aux tableaux de l'article seront présentées ainsi : (Fig. 1), (Fig. 2A,D), (Fig. 2, 5), (Fig. 3A, 6B), (Fig. 3-6) ; (Tableau 1) ;
- les remerciements seront placés à la fin du texte, avant les références bibliographiques ;
- les références bibliographiques doivent suivre les exemples donnés ci-dessous ;
- indiquer dans la marge l'emplacement des illustrations ;
- fournir les légendes des figures sur une feuille séparée.

Abréviations

Les périodiques doivent être abrégés selon B-P-H (*Botanico-Periodicum-Huntianum*, 1968) et B-P-H/S (*Botanico-Periodicum-Huntianum/Supplementum*, 1991).

Les titres des ouvrages doivent être abrégés selon *Taxonomic Literature*, ed. 2 (STAFLEU & COWAN 1976-1988), mais avec les lettres initiales en capitales.

Les noms d'auteurs de taxons doivent être abrégés selon *Authors of Plant Names* (BRUMMITT & POWELL 1992).

Les noms des Herbiers doivent être abrégés selon *Index Herbariorium*, ed. 8 (HOLMGREN, HOLMGREN & BARNETT 1990).

Illustrations

Les illustrations doivent être réalisées à l'encre de Chine ou être fournies en impression laser. Les photographies, bien contrastées, seront sur fond noir ou blanc. Elles pourront être regroupées et,

dans ce cas, identifiées par une lettre en capitales (A, B, C, ...). Les planches photographiques, placées dans le corps de l'article, doivent être traitées et numérotées comme des figures. Les illustrations pourront être assemblées sur une colonne (70 mm) ou sur toute la largeur de la justification (144 mm). Si possible, les légendes et lettrages ne devraient pas figurer sur les originaux. Ils seront disposés sur un calque joint à chaque figure, la rédaction se chargeant de les placer. Chaque figure doit comporter une échelle métrique. Les tableaux et graphiques doivent pouvoir être imprimés sur une page et rester lisibles après réduction éventuelle. Des photographies en couleur pourront être publiées moyennant une participation financière des auteurs.

Références bibliographiques

CRONQUIST A. 1981. — *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.

GEESINK R. 1981. — Tephrosieae : 245-260, in POLHILL R.M. & RAVEN P.H. (eds.), *Advances in Legume Systematics* 1. Royal Botanic Gardens, Kew.

LEROY J.-F. 1978. — Composition, origin and affinities of the Madagascar vascular flora. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65 : 535-589.

Épreuves et tirés à part

Les épreuves seront adressées à l'auteur ou au premier auteur (sauf indication contraire) et devront être retournées corrigées sous huitaine. Pour chaque article, 25 tirés à part seront fournis gratuitement par la rédaction ; des tirés à part supplémentaires pourront être commandés en utilisant un formulaire joint aux épreuves.

Soumettre un article pour publication dans Adansonia implique que celui-ci n'ait pas été soumis dans une autre revue. Les droits de reproduction de l'article, y compris les illustrations, sont réservés à la revue. La reproduction de tout ou partie de l'article doit faire l'objet d'une demande écrite préalable, adressée à la rédaction.

Instructions to authors

Adansonia is an international journal of plant biology, devoted to the inventory, analysis and interpretation of Phanerogam biodiversity. It publishes original results of botanical research, particularly in systematics and related fields: morphology, anatomy, biology, ecology, phylogeny, biogeography, etc.

Manuscripts, without limitation of the number of pages, must conform strictly to the instructions to authors, and should be sent to the Editor:

Adansonia
Laboratoire de Phanérogamie
Muséum national d'Histoire naturelle
16 rue Buffon
F-75005 Paris
Tel. : (33) 01 40 79 33 53
Fax : (33) 01 40 79 33 42
e-mail : jeremie@mnhn.fr

Instructions to authors

Manuscripts must be submitted in triplicate in A4 format, double spaced, with margins of at least 3 cm and all pages numbered. The original figures should be sent with the revised manuscript, as well as a 3.5" Apple Macintoch or IBM-compatible (Word preferently) format, which will also contain any tables. Papers should follow the *International Code of Botanical Nomenclature.*

Format and structure

Papers are to be written in simple and concise French or English. They should be organized as follows:
- a brief title;
- a suggested running head;
- names(s) and given name(s) of author(s), followed by their full professional adress(es) and, if possible, e-mail;
- abstracts (in English and French), with key words and "mots clés";
- text with italicized words only for taxa of generic and sub-generic ranks;
- references to authors in main text should be pre-

sented as follows: SMITH (2001), SMITH (2001, 2002), (SMITH 2001; DAVIS & SMITH 2002), SMITH (2001: 12), DAVIS & SMITH (2002, fig. 2);
- references to illustrations and tables should be indicated as follows: (Fig. 1), (Fig. 2A,D), (Fig. 3A, 6B), (Fig. 3-6); (Table 1);
- keep acknowledgements short and place them at the end of the text, before references;
- indicate in the margin the suggested placement of illustrations;
- give captions to illustrations on a separate sheet.

Abbreviations

Periodicals must be abbreviated according to B-P-H (*Botanico-Periodicum-Huntianum*, 1968) and B-P-H/S (*Botanico-Periodicum-Huntianum/ Supplementum*, 1991).

Abbreviations of book titles must follow those in STAFLEU & COWAN (1976-1988): *Taxonomic Literature*, ed. 2, but with the first letters in capitals.

Authors' names must be abbreviated according to *Authors of Plant Names* (BRUMMITT & POWELL 1992).

Abbreviations of herbaria must follow *Index Herbariorium*, ed. 8 (HOLMGREN, HOLMGREN & BARNETT 1990).

Illustrations

Line drawings must be in Indian ink or high quality laser printouts. Photographs must be high contrast and be placed on white or black backgrounds. These can be grouped into Figures and identified by letters A, B, C ... Plates will be considered as Figures and numbered as such. Arrange Figures to fit one (70 mm) or two (144 mm) columns. Letters, numbers, etc., for each figure, are to be indicated on an accompanying overlay, not on the original figure. A scale bar is needed for each figure. No diagram or table is to exceed one page.

References

CRONQUIST A. 1981.—*An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
GEESINK R. 1981.—Tephrosieae: 245-260, in POLHILL R.M. & RAVEN P.H. (eds.), *Advances in Legume Systematics* 1. Royal Botanic Gardens, Kew.
LEROY J.-F. 1978.—Composition, origin and affinities of the Madagascar vascular flora. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65: 535-589.

Proofs and offprints

Proofs will be sent to the author (or the first author) for correction and must be returned within eight days by priority air mail. Authors will receive twenty-five offprints free of charge; further offprints can be ordered on a form supplied with the proofs.

The submission of a manuscript to *Adansonia* implies that the paper is not being offered for publication elsewhere. Copyright of a published paper, including illustrations, becomes the property of the journal. Requests to reproduce material from *Adansonia* should be addressed to the editor.

Mise en page
Noémie de la Selle
Packaging Éditorial

Achevé d'imprimer
sur les presses de l'Imprimerie Durand
28600 Luisant (France)
Dépôt légal : 9861

Printed on acid-free paper
Imprimé sur papier non acide

Date de distribution : 18 décembre 1997

adansonia 1997 • 19 (2)

181 • Bosser J.
Contribution à l'étude des Orchidaceae de Madagascar et des Mascareignes. XXVII

189 • Hartley T.G.
Five new rain forest genera of Australasian Rutaceae

213 • Labat J.-N., Pignal M. & Pascal O.
Une nouvelle espèce de *Labramia* (Sapotaceae) de l'Ile de Mayotte dans l'Archipel des Comores

217 • Pedersen T.M.
Studies in South American Amaranthaceae. IV

253 • Hul S. & Breteler F.J.
Réductions génériques dans les Oncobeae (Flacourtiaceae)

263 • Nguyên T.H.
Une espèce nouvelle de *Streblus* (Moraceae) au Viêtnam : *Streblus vidalii* T.H. Nguyên

267 • Klackenberg J. & Civeyrel L.
A new species of *Pentopetia* (Asclepiadaceae) from Madagascar

273 • Sabatier D.
Description et biologie d'une nouvelle espèce de *Virola* (Myristicaceae) de Guyane

279 • Breteler F.J., Ferguson I.K., Gasson P.E. & ter Welle B.J.H.
Colophospermum reduced to *Hordwickia* (Leguminosae-Caesalpinioideae)

293 • Simón L.E.
Variations des caractères foliaires chez *Chenopodium* subg. *Ambrosia* sect. *Adenois* (Chenopodiaceae) en Amérique du Sud : valeur taxonomique et évolutive

321 • Kramina T.E. & Sokoloff D.D.
Lotus raudairei Bonnet and taxonomic relationships between African and North American species of the tribe Loteae (Papilionaceae)

329 • Breteler F.J.
Identité de *Sorindeio goudotii* (Anacardiaceae) de Madagascar

331 • Revue bibliographique — *Reviews*

Conception Graphique: Isabel Gautray

ISSN : 1280-8571

Vente en France
Muséum national d'Histoire naturelle
Diffusion Delphine Henry
57, rue Cuvier, 75005 Paris,
France
Tél. : 33 - 01 40 79 37 00
Fax : 33 - 01 40 79 38 40
e.mail : dhenry@mnhn.fr

Sales Office (France excluded)
Universal Book Services
Dr. W. Backhuys
P.O. Box 321 2300 AH Leiden
The Netherlands
Tél. : 31 -71- 517 02 08
Fax : 31 -71- 517 18 56
e.mail : backhuys@euronet.nl

